

Experimentell-ökologische Untersuchungen
an *Trichogramma embryophagum* HARTIG
(Calc./Hym.) sowie am Ei des
Kiefernspanners *Bupalus piniarius* L. (Lep.)

von

WALDTRAUT HECKEL

Experimentell - ökologische Untersuchungen an Trichogramma
embryophagum HARTIG (Chalc. / Hym.) sowie ^{dm} das Ei des
Kiefernspanners Bupalus piniarius L. (Lep.).

I n a u g u r a l - D i s s e r t a t i o n

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität

München



vorgelegt

von

Waldtraut Heckel

aus

München

Februar 1959

1. Referent: Professor Dr. W. ZWÖLFER
2. Referent: Professor Dr. A. KAESTNER

Tag der mündlichen Prüfung: 24. Juni 1959

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorbemerkungen	4
Material und Methode	7
I. Das Ei des Kiefernspanners in Abhängigkeit von Temperatur und Luftfeuchtigkeit.	9
1. Zu Material und Methode.	9
2. Einfluß konstanter Temperatur und Luftfeuchtigkeit.	11
3. Einfluß wechselnder Umweltfaktoren.	18
II. T.embryophagum in Beziehung zum Kiefernspanner.	26
1. Zu Material und Methode.	27
2. Einfluß konstanter Temperatur und Luftfeuchtigkeit.	32
3. Einfluß wechselnder Umweltfaktoren.	54
4. Zur Diapause und Überwinterung.	59
5. Einfluß von Licht und Eigelegeform.	67
III. T.embryophagum in Beziehung zum Kieferneulen.	72
1. Zu Material und Methode.	72
2. Einfluß abiotischer Faktoren.	73
Folgerungen für die Praxis	78
Zusammenfassung	80
Abbildungen	85
Literatur	98

V o r b e m e r k u n g e n .

Anlaß zu vorliegender Untersuchung waren die Kiefern-schäd-
lingskalamitäten, die durch die Kieferneule, Panolis flammea
Schiff. 1951-55 in Mittelfranken und durch den Kiefernspan-
ner, Bupalus piniarius L. 1953-57 in Ober- und Mittelfranken,
sowie der Oberpfalz abliefen. Die Massenvermehrung der Eule
trat 1955 in das Eruptionsstadium, die des Kiefernspanners
1956 und 1957. Beide kamen im wesentlichen durch Grossbe-
kämpfung mit chemischen Mitteln zum Erliegen (STEGEGER 1958).

Bei den Probestammfällungen zur Bestimmung der Eibelagsdich-
te, die im Verlauf dieser Maßnahmen durchgeführt wurden,
zeigte sich oft ein sehr hoher Prozentsatz von Eiern, die
durch Trichogramma embryophagum HARTIG (Chalcididae,
Hymenoptera) ¹⁾ parasitiert waren. So lag im Spannergebiet
1957 die Eiparasitierung nach STEGEGER im Mittel bei 33,6 %
(Max. 50 % / Min. 19 %). 1956 erreichte sie örtlich sogar
90 - 95 %.

Auf Grund dieser Sachlage und angesichts der Tatsache, daß
mit nah verwandten Trichogramma-Arten gute Erfahrungen bei
der biologischen Bekämpfung verschiedener Schadinsekten ge-
macht worden sind (VOELKEL 1925, MEYER, N.F. 1941, NOLL
1947, RUBZOW 1950, BLUNCK 1951, METCALF and FLINT 1951),
wurden von Seiten des Münchner Instituts für angewandte
Zoologie Freilandversuche mit T.embryophagum zur biologischen
Bekämpfung des Kiefernspanners erwogen. Da unsere Kenntnis
der Beziehungen dieses Eiparasiten zu den beiden Hauptwirten
Panolis flammea Schiff. und Bupalus piniarius L. noch manche
Lücken aufweist und insbesondere die Abhängigkeit seiner Ent-
wicklung von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit (rLF)

1) Die Artbestimmung wurde freundlicherweise von Herrn Dr.
W. QUEDNAU, Berlin, durchgeführt, dem an dieser Stelle
gedankt sei. Ältere Autoren führen die Art unter den
Synonyma T.evanescens (EIDMANN 1934, KLOMP 1953) und
T.piniiperdae (WOLFF 1915)

noch völlig unaufgeklärt war, lag es nahe, diese Fragen eingehender zu untersuchen.

In der Waldbiozönose sind derartige Bekämpfungsversuche mit einer Trichogramma-Art bereits 1934 von WELLENSTEIN gegen die Kieferneule durchgeführt worden. Bei seinen Versuchen erreichte er jedoch nur einen geringen Parasitierungsprozent-satz ($< 1\%$). Für das Versagen der Wespen wurde in diesem Falle geltend gemacht, daß es sich bei den Infektionsversuchen um die amerikanische Trichogrammine T.minutum RILEY gehandelt hat. Zwar liegen über diese Art aus USA recht gute Erfahrungen als biologisches Bekämpfungsmittel in der Landwirtschaft vor. Sie gehört aber von Haus aus einem anderen Lebensraum an, als ihn der Wald vorstellt (METCALF and FLINT 1951).

Nachdem von QUEDNAU (1956) gezeigt wurde, daß es sich bei der vorzüglich im Wald auftretenden Art um T.embryophagum handelt, war anzunehmen, daß entsprechende Versuche mit dieser ein besseres Ergebnis liefern würden, wie die WELLENSTEIN'schen mit T.minutum. Um die Voraussetzungen für die günstigsten Züchtungsverfahren und für die aussichtsreichste künstliche Freilandinfektion für T.embryophagum zu schaffen, wurden die folgenden experimentellen Laboratoriumsuntersuchungen durchgeführt.

Daß bei den Laborexperimenten den Faktoren Temperatur und Luftfeuchtigkeit besondere Aufmerksamkeit zugemessen wurde, hat folgende Bewandnis: Der tiefgehende Einfluß vor allem von Temperatur und rLF auf fast alle Lebensvorgänge, der besonders bei poikilothermen Organismen auffällig in Erscheinung tritt, hat seit langem die Forschung in besonderem Maße beschäftigt. Daß er einer messenden, experimentellen Behandlung verhältnismäßig leicht zugänglich ist, dürfte viel dazu beigetragen haben. Besonders im entomologischen Bereich hat er Beachtung gefunden im Zusammenhang mit Problemen des Massenwechsels der Insekten, die einen wesentlichen Teil angewandter, entomologischer Forschungen bilden. Wenn auch experimentelle Laboratoriumsuntersuchungen, die vorzugsweise unter konstanten Temperatur- und Feuchteverhältnissen durch-

geführt werden müssen, nicht ohne weiteres auf Freilandbedingungen übertragbar sind - es sei hier nur an die starken Schwankungen beider Faktoren und die erheblichen örtlichen Abwandlungen des "Mikroklimas" (GEIGER 1950) im Freien erinnert - so scheinen sie doch geeignet, gewisse Grundfragen der Bevölkerungsbewegungen eines Insektes zu klären.

Experimentelle Untersuchungen mit ähnlicher Fragestellung wurden in den letzten Jahren von QUEDNAU (1957) für T. cacoeciae MARCHAL durchgeführt. Es ist bemerkenswert, daß in mehrfacher Hinsicht das Bezugsgefüge zu biotischen und abiotischen Umweltfaktoren für T.embryophagum nach den vorliegenden Befunden wesentlich von jenem abweicht, das QUEDNAU für T.cacoeciae ermittelte, wodurch die systematische Artentrennung biologisch erhärtet wird.

Zum Verständnis der ökologischen Umweltansprüche von T. embryophagum war auch die Kenntnis des vitalen Temperatur-Feuchte-Bereiches für die Wirtseier erforderlich. Für das Kieferneulenei liegen derartige Untersuchungen bereits vor (ZWÖLFER 1931). Für das Kiefernspanner-Ei mußten sie geschaffen werden. Ihre Ergebnisse bilden den 1. Teil der Arbeit.

Der 2. Teil befaßt sich dann mit der Darstellung der Biologie der Schlupfwespe T.embryophagum in ihrem Wirt-Parasit-Verhältnis zu Bupalus piniarius L. und in Abhängigkeit von abiotischen Faktoren.

Der 3. Teil bringt dieselben Untersuchungen für ein Wirt-Parasit-Verhältnis zu Panolis flammea Schiff..

Die graphische und rechnerische Auswertung der Versuchsergebnisse erfolgte unter Anlehnung an die einschlägigen Arbeiten von GEBELEIN und HEITE (1951), WEBER (1956) und ALLEN (1957).

Für die Anregung zu diesen Untersuchungen, für einführende Hinweise und wertvolle Ratschläge, sowie die stete Unterstützung durch Zurverfügungstellen von Arbeitsraum und Materialien, bin ich dem Leiter des Instituts für angewandte Zoologie, München, Herrn Professor Dr. W. ZWÖLFER, zu großem Dank verpflichtet.

M a t e r i a l u n d M e t h o d e .

Das zu den Versuchen verwendete Kiefernspannermaterial entstammte den bayerischen Gradationsgebieten, wo es im Herbst und Winter 1955/56 bzw. 1956/57 anlässlich der jährlichen Probepuppensuche eingesammelt worden war. Um Versuchstiere gleichartiger Beschaffenheit zu erhalten, wurden die Puppen 1955/56 den Einsendungen der oberbay. FÄ Schrobenhausen und Geisenfeld entnommen. In beiden Forstämtern näherte sich zu diesem Zeitpunkt die Massenvermehrung des Spanners mit einem Durchschnittsbelag von 14,2 bzw. 11,2 gesunden Puppen je qm ihrem Höhepunkt (ZWÖLFER und KRUMP 1956). Die in diesem Gebiete 1956 notwendig gewordene Großbekämpfungsaktion brachte die weitere Spannerentwicklung zum Erliegen. 1956/57 mußte deshalb das Material aus dem neuen Schwerpunktsgebiet des Spannerauftretens in Unterfranken (FÄ Burgebrach und Neustadt b. Coburg) bezogen werden. Die mittlere Populationsdichte lag bei 10,1 bzw. 7,9 gesunden Puppen je qm (ZWÖLFER und MITARBEITER 1957). ²⁾

Während des Winters wurden die Spannerpuppen zwischen feuchtes Moos nach ♀♀ und ♂♂ getrennt bei ca + 5° C aufbewahrt. 1956/57 wurde das Material zur Vermeidung von Ausfällen durch Verschimmeln, das sich bei + 5° C stärker bemerkbar machte, unter Freilandbedingungen überwintert, was sich besser bewährte.

Nach dem Schlüpfen wurden bis zu 5 ♀♀ mit ebensovielen ♂♂ unter Beigabe von Kiefernzweigen zur Eiablage in Zuchtkäfige (25 x 25 x 20 cm bzw. 30 x 30 x 35 cm) gesetzt. Mit Honigwasser getränkte Schwämmchen gaben den Faltern Gelegenheit zur Nahrungsaufnahme. Kopula und Eiablage verliefen unter

2) Frl. Dr. U. MEURER sei auch an dieser Stelle für die Auswahl und Überlassung des Puppenmaterials aus den Probereinsendungen herzlich gedankt, ebenso für die Überlassung des T.embryophagum-Ausgangsmaterials und für die Mitteilung ihrer Erfahrungen mit Trichogramma-Massenzuchten.

diesen Bedingungen sehr gut. Nur während einer sommerlichen Hitzewelle im Juni-Juli 1957 mit Tagesmitteln von $20 - 24^{\circ} \text{C}$ bzw. $22 - 29^{\circ} \text{C}$ und Maxima bis $37,8^{\circ} \text{C}$ entstand Mangel an normal befruchteten Eiern für Versuchszwecke. ³⁾ Hiervon abgesehen, war ständig genügend Eimaterial vorhanden.

Für die Versuche wurden nur unverletzte Eier verwendet. Unbefruchtete, die sich bald durch Eindellung kenntlich machen, wurden ausgesondert. Die vergleichsweise gute Übereinstimmung der Versuchsergebnisse zeigt, daß durch die geschilderte Vorbehandlung die Gewinnung physiologisch gleichwertigen Versuchsmaterials möglich ist. Trotz der verschiedenen Herkünfte des Ausgangsmaterials waren die Ergebnisse auch der Jahre 1956 und 1957 so einheitlich, daß sie in der Versuchsauswertung zusammengefaßt werden konnten.

Als Zuchtgefäße fanden sowohl bei den Spannereier- als auch bei den Trichogramma-Versuchen Hygrostatenschalen (ZWÖLFER 1932) Verwendung. Jene von 10 cm Durchmesser eigneten sich am besten.

Zur Erzielung und Erhaltung konstanter Luftfeuchtigkeitsgrade wurden Salze in angefeuchtetem Zustand verwendet:

LiCl für 17 %; CaCl_2 für 30-35 %; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ für 51-61 %; NaCl für 72-79 %; KNO_3 für 90-95 % rLF. Die 100 %-Feuchtigkeitsstufe wurde mit Aqua dest., die 0 %-Stufe mit P_2O_5 hergestellt. Völlig trocken gibt P_2O_5 0 % rLF. Bei Wasseraufnah-

3) Während dieser Zeit erfolgte häufig die Ablage unbefruchteter Eier, die verschrumpften. Bei anderen vertrocknete der grüne Eiinhalt bis auf ein kaum sichtbares Häutchen an der Eiwand. Das Chorion blieb völlig gespannt und die durchsichtigen Eier erinnerten an solche, die von den Eiräupen bereits verlassen sind. Derartige, nicht entwicklungsfähige Eier wurden zu dieser Zeit auch im Freiland wiederholt beobachtet (nach mündlicher Mitteilung von Herrn Ass. STEGER, München), fehlten hier aber ebenso wie im Labor bei normaler Sommerwitterung. Es scheint, daß Temperaturen um oder über 32°C , wenn sie täglich mehrere Stunden anhalten, das Absterben zahlreicher Spannereier im Freien bewirken.

me, wie sie sich im Lauf der Versuche einstellt, steigt der Feuchtigkeitsgrad bis auf etwa 10 % rLF an. Ähnliches gilt auch für die stark hygroskopischen Salze LiCl und CaCl_2 . Diese Substanzen wurden deshalb häufiger gewechselt (vgl. ZWÖLFER 1932).

Regulierung und Konstanterhaltung der Versuchstemperaturen erfolgte mit dem "Münchener Brückenthermostaten" (ZWÖLFER 1932). Seine Aufstellung in einem Nordzimmer des Institutes, das im Winter nicht beheizt wurde, bewährte sich. Die geringe Schwankung der Raumtemperatur übertrug sich auf die mittleren Temperaturstufen kaum. Lediglich die extremen Stufen wurden während der sommerlichen Versuchsmonate etwas beeinflusst. Die Temperaturabweichungen lagen aber - mit Ausnahme der sommerlichen Hitzeperiode 1957 - nicht über $\pm 2^\circ \text{C}$. Die Zellentemperaturen des Brückenthermostaten wurden täglich zweimal abgelesen und aus den gefundenen Werten das Mittel gebildet.

I. Das Ei des Kiefernspanners in Abhängigkeit von Temperatur und Luftfeuchtigkeit.

1. Zu Material und Methode.

Die klimatischen Faktoren Temperatur und Luftfeuchtigkeit haben durch ihren direkten Einfluß entscheidende Bedeutung für die Entwicklung der Gesamtpopulation eines Insektes.

Bislang fehlten für das Eistadium des Kiefernspanners Bupalus piniarius L. entsprechende, grundlegende, experimentelle Untersuchungen. (Für L_3 - L_5 des Spanners ermittelte OLDIGES 1959 die betreffenden Daten.)

Nach SCHWERTFEGER (1933) folgt die Temperaturabhängigkeit

der Elzeit bei B.piniarius der Hyperbelfunktion $T(t-8) = 180$. SCHWENKE (1953⁴⁾) bestätigte dieses Ergebnis. Obschon die Versuche beider Autoren nur auf wenigen Experimenten fußen, bestätigen die hier vorgelegten, auf breitester Basis gewonnenen Ergebnisse im wesentlichen ihre Angaben. ⁴⁾

Für die Entwicklungsdauerabhängigkeit von der rLF erzielte SCHWENKE (1953) bei feuchtigkeitsgesättigter Atmosphäre etw. kürzere Zeiten.

Mit den Versuchen am Kiefernspannerei wurde etwa Mitte April begonnen. Zu frühes Treiben der Puppenentwicklung hat hohe Puppenmortalität und physiologische Schädigungen der Falter zur Folge.

Um ein geeignetes - auch für die Trichogramma-Versuche verwendbares - Verfahren zu ermitteln, wurden zunächst in orientierenden Experimenten die Spannereier von den Kiefern nadeln abgestreift und mittels Tragant in Reihen auf rauhes Papier geklebt. Damit sollte die Versuchsanordnung an die späteren Trichogramma-Versuche angeglichen werden, wo sich dieses Verfahren bei Massenzuchten schon bewährt hatte. Es zeigte sich jedoch, daß die Mortalität des Spannereies hierbei wesentlich höher war, als wenn es auf den Nadeln belassen wurde. So wurden die Eier in den ganzen, zur Ermittlung des Vitalitätsbereiches dienenden, Versuchsreihen an ihrem ursprünglichen Ablageort an den Nadeln verwendet und nur konstitutionell geschädigte entfernt. Das Vertrocknen der Nadeln bei extrem hohen Temperaturen bzw. niederen Luftfeuchtigkeiten dürfte sich auf das derbschalige Spannerei kaum auswirken.

Alle Versuche fanden in 2-4-maliger Wiederholung mit je 50 bzw. 100 Eiern statt. Die eibesetzten Kiefern nadeln wurden

4) Von ZWÖLFER (mündliche Mitteilung) wurden auch für den Kiefernspanner Untersuchungen mit gleicher Zielsetzung wie bei Nonne und Eule durchgeführt. Protokolle und Aufzeichnungen gingen jedoch durch Kriegseinwirkung verloren.

dazu unmittelbar auf den Glasbatist der Zwölferschalen gelegt. Zur Anwendung gelangten insgesamt 7 Feuchtigkeits- und 13 Temperaturstufen. Ansetzen und Kontrolle der Versuche erfolgte täglich einmal annähernd zur gleichen Zeit. Vorbereitung der Versuche und Kontrolle der teilweise gleichzeitig laufenden, umfangreichen Trichogramma-Versuche erforderten erheblichen Zeitaufwand und erlaubten keine häufigere Kontrolle. ⁵⁾ Wie die Ergebnisse zeigen, entstanden hierdurch jedoch keine bemerkenswerten Fehler.

Zur Kontrolle wurden die Hygrostatenschalen den Zellen des Brückenthermostaten entnommen, wobei besonders in den unteren Temperaturstufen auf kürzeste Zeitdauer gesehen wurde. Erfahrungsgemäß stellt sich die Luftfeuchtigkeit in den Schalen ebenso wie die Zelltemperatur nach kurzem Öffnen rasch wieder ein.

Die Versuche wurden jeweils über doppelte bis dreifache Dauer des letzten Schlüpftermins von Eirauen fortgesetzt.

2. Einfluß konstanter Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf das Spannerie.

Es darf angenommen werden, daß jede Entwicklungsstufe eines Insektes weitgehend an jene Temperatur- und rLF-Verhältnisse angepaßt ist, die ihrem jahreszeitlichen Auftreten im Freiland entsprechen (vgl. ZWÖLFER 1935, Nonne). Das Kiefernspannerie tritt unter normalen Witterungsbedingungen in oberbay., mittel- und oberfränk. Spannergebieten in der Hauptmasse in der 2. Juni- und 1. Julihälfte auf. Für diese Zeit liegen die

5) Sämtliche Spanner-, Eulen- und Trichogramma-Massenzuchten, Vorbereitung der Eikarten und Versuchsanlagen, Kontrollen und Auswertung wurden von mir allein durchgeführt.

langjährigen Monatsmittel für Temperatur und Feuchte zwischen $16-18^{\circ}\text{C}$ bzw. $67-68\%$ rLF. (KLIMAKUNDE 1939). Das Gebiet des Kronenraumes ist nach GEIGER (1925) "die Zone maximalsten Energieumsatzes aller meteorologischen Elemente". Die Untersuchungen E. MEYER's (1931) ergaben für die verschiedenen Schichten des Kronenbereiches selbst nur geringe Schwankungen.

Was zunächst die Temperatur- und Feuchteabhängigkeit der Ei-Vitalität des Kiefernspanners betrifft, wie sie sich auf Grund der Laboratoriumsversuche ergab, sind die diesbezüglichen Resultate mit insgesamt 12 200 Spanneriern aus 180 Einzelversuchen gewonnen. Die Eier blieben während ihrer ganzen Entwicklungsdauer ständig den entsprechenden Bedingungen ausgesetzt. Größere Abweichungen der Einzelversuche traten nicht auf.

Das Eimortalitätsdiagramm (Abb.1) zeigt die Versuchsergebnisse graphisch auf. Die eingetragenen Zahlen stellen die im Durchschnitt mehrerer Versuche ermittelten Eisterblichkeitsprozente unter den betreffenden Temperatur-Feuchte-Kombinationen vor. Die Kurven zeigen die ungefähre Lage der 10 %-, 20 %-, 50 %- und 100 %- Mortalitätsgrenze. Sie resultieren aus der graphischen Auswertung aller Temperatur-Mortalitäts- und Luftfeuchte-Mortalitäts-Relationen.

Das "vitale Optimum" des Spannereies hinsichtlich Temperatur und rLF, worunter jene TF- (= Temperatur-Feuchte-) Kombination verstanden sein soll, bei der geringste Eisterblichkeit (0-10 %) auftritt, ist im Vergleich zum Kieferneulenei (ZWÖLFER 1931) verhältnismäßig begrenzt. Es liegt im Bereich von $16-23^{\circ}\text{C}$ und $40-80\%$ rLF. Schon Temperaturen von $14-20^{\circ}\text{C}$ (wie sie die Monate Juni - Juli im Tagesmittel oft aufweisen), verbunden mit $30-100\%$ rLF, können eine Sterblichkeit von $10-20\%$ veranlassen. Auszählungen bei Kontrollversuchen im Freiland bestätigen dies. (Da es sich bei den verwendeten Eiern um ausgesucht gesundes Material handelte, konnten Versuchsfehler durch unbefruchtete Eier vernachlässigt werden).

Absolut tödlich wirkt Daueraufenthalt der Eier in Temperaturen unter $7,9^{\circ}\text{C}$ (= unterer Temperaturschwellenwert der Entwicklung) in Verbindung mit sämtlichen Feuchtigkeitsstufen (Näheres vgl. S. 14). Die obere letale Temperaturgrenze liegt bei Daueraufenthalt zwischen $31-32^{\circ}\text{C}$ in Verbindung mit rLF-Werten von 50-90 %.

Auffallend ist die geringe Erhöhung der Eisterblichkeit in feuchtigkeitsgesättigter Atmosphäre für Temperaturen über 22°C . Verbunden mit Temperaturen unterhalb 22°C steigt die Mortalität stärker. In der $12,3^{\circ}$ - und $10,7^{\circ}$ - Temperaturstufe kam es bei einer rLF von 90-100 % häufig zu einer äußerlichen Schimmelbildung an den Eiern. Doch konnten aus solchen durchaus gesunde Raupen schlüpfen.

Der Schluß, daß längere Regenperioden im natürlichen Lebensraum des Kiefernspanners einen höheren Prozentsatz der Eier vernichten, darf hieraus nicht abgeleitet werden: Die vorgenannten Versuche beziehen sich auf Daueraufenthalt in feuchtigkeitsgesättigter Atmosphäre. In der $10,7^{\circ}\text{C}$ - Stufe dauerte er bis zum Schlüpfen der Eirauen fast 2 Monate lang.

Verglichen mit dem Verhalten des Euleneies (ZWÖLFER 1931), erweist sich das Ei des Spanners sogar recht widerstandsfähig gegen hohe Luftfeuchtigkeit. Die Versuche mit wechselnden Temperatur-Feuchte-Bedingungen rechtfertigen diesen Schluß (vgl. S. 18 - 26).

Die abiotischen Umweltansprüche des Spannereies sind den jahreszeitlichen Gegebenheiten eingepaßt. Im Juni - Juli, zur Zeit der Eiablage des Kiefernspanners, ist das langjährige Mittel der Niederschlagsmenge mit 90-95 mm im Monat wesentlich höher als im April - Mai, zur Eizeit der Kiefern-eule mit 60-70 mm im Monat. Auch sind länger andauernde Regenperioden in den Sommermonaten in Oberbayern und Mittelfranken keine Seltenheit. (KLIMAA TLAS von Bayern 1952).

Gegen niedere Luftfeuchtigkeit dagegen ist das Spannerei wesentlich empfindlicher als das Eulenei. Bei 0-10 % rLF sinkt die 100 %-Mortalitätsgrenze bis auf 25°C ; im unteren

Temperaturbereich steigt sie bis 13°C an. Auch innerhalb des vitalen Temperaturoptimums von $16-23^{\circ}\text{C}$ ist das Spanner-ei gegenüber niedrigerer rLF trotz seiner derben Eischale vergleichsweise empfindlich. In den höchsten Temperaturstufen ($32,1^{\circ} + 34^{\circ}\text{C}$) sind bei Kombination mit niedrigerer rLF die Eier schon nach einem Tag, ja nach wenigen Stunden abgetötet, was sich in Eindellung bzw. Schrumpfung äußert.

Bei allen Temperatur-Feuchte-Kombinationen wurde festgestellt, daß die letzte Phase der Eientwicklung des Spanners, während der die Eiraupe schon völlig entwickelt in der Eischale liegt, die empfindlichste ist. Auch wenn die hohen Temperaturstufen mit rLF über 65 % kombiniert wurden, war stets ein hoher Prozentsatz ungeschlüpfter Eier bis zur fertigen Eiraupe entwickelt. Viele dieser Räumchen versuchten noch, ein Schlüpfloch zu nagen, gingen jedoch vor dem Schlüpfen selbst ein. (Das derbe Chorion des Spannereies scheint für die schlüpfenden Räumchen einen erheblichen, mechanischen Widerstand zu bilden, so zweckmäßig es als Schutz während der Eientwicklung auch ist). An geschlüpften Eiraupen wurde beobachtet, daß sie unter ungünstigen Bedingungen (hohe Temperatur, bzw. niedere Temperatur verbunden mit hoher rLF) bereits nach einem oder wenigen Tagen absterben. Auch beim Spanner ist ebenso wie bei der Eule das L_1 -Stadium das gegen Temperatur und rLF empfindlichste.

Über die Frage der Abhängigkeit der Entwicklungsdauer des Kiefernspanner-eies von Temperatur und rLF liegen im Schrifttum Angaben von SCHWERTFEGER (1933) und SCHWENKE (1953) vor. ⁶⁾

Die Untersuchung der Entwicklungsdauer des Spannereies er-

6) Was die Entwicklungsdauerabhängigkeit der Insekten im allgemeinen betrifft, seien in diesem Zusammenhang aus den zahlreichen Veröffentlichungen nur jene von BACHMETJEV (1907), BLUNCK (1923), BODENHEIMER (1926, 1930), UVAROV (1931), ZWÖLFER (1929, 1931, 1934, 1935) und JANISCH (1933) angeführt.

folgte im Zuge der täglichen Kontrollen der Vitalitätsversuche. Es liegen ihr etwa 6200 Einzelbeobachtungen an geschlüpften Rupchen zugrunde.

In Abb. 2 sind die 7 verwendeten rLF-Stufen zusammengefaßt, da der Einfluß der rLF auf die Entwicklungsdauer des Spannerreies gering ist. Die Zahlenwerte sind Tab. 1 zu entnehmen. Sie enthalt die Mittelwerte der Ergebnisse aller Temperatur-Feuchte-Kombinationen und Minimal-, Mittel- und Maximalwert fur Temperaturen zwischen 4,3° und 34° C (wobei es nur zwischen 10,7° und 29,2° C zum Schlupfen kommt) als Mittel der 7 rLF-Stufen.

Tabelle 1. Entwicklungsdauer des Spannerreies in Tagen.

°C	10,7	12,3	14,9	16,0	18,4	21,4	24,0	24,9	27,9	29,2
% rLF										
100	52,4	45,0	27,2	26,1	18,4	14,4	12,2	11,5	10,9	11,0
90-95	54,0	48,4	28,2	25,6	18,5	13,9	12,0	11,4	10,8	11,6
72-79	55,3	45,6	26,4	23,6	18,3	13,9	12,3	12,0	10,7	10,8
51-61	54,2	49,1	27,8	25,5	18,7	14,1	12,5	11,6	11,0	11,5
30-35	52,4	49,9	27,5	27,1	18,8	14,4	12,5	12,0	11,2	-
17	55,3	48,6	27,7	25,1	19,1	14,6	12,7	12,7	11,8	-
0-10	-	(55,5)	27,9	25,6	19,1	14,9	12,6	(14,6)	-	-
Durchschnitt 0-100 % rLF										
Min.	51,4	46,0	25,4	23,9	17,0	13,2	11,9	10,7	10,5	10,8
Mittel	53,9	47,8	27,5	25,5	18,7	14,3	12,4	11,8	11,0	11,2
Max.	56,0	50,5	29,9	27,6	20,6	15,7	13,6	13,1	11,8	11,6

Feuchtigkeitsgesattigte Luft bewirkt eine geringfugige Beschleunigung, die bei 10,7° C im Mittel rund 2,5 Tage (bei einer Gesamtentwicklungsdauer von rund 54 Tagen) und bei 24,9-29,2° C etwa 0,5 Tage ausmacht.

Niedere rLF von 0-30 % zeigt in der optimalen Temperaturzone von 16-23° C keine merkbare Einwirkung auf die Entwicklungsdauer. Unter- und oberhalb dieses Temperaturbereiches wird sie jedoch im Mittel um 1 Tag bei 10,7° C x 17 % rLF und 0,5 Tage bei 27,9° C x 17 % rLF verlangert. Verbindung der Temperaturstufen 10,7° und 27,9° C mit 0-10 % rLF, sowie 29,2° C mit 0-30 % rLF beruhren schon die Grenze 100 %-iger Mortali-

tät. Hier findet kein Schlüpfen der Eirauen mehr statt. Eine mehr oder weniger auffällige Wirkung der rLF auf die Entwicklungsdauer der Eier ist bei anderen Insektenarten mehrfach beobachtet worden (PIERCE 1916, ANDERSEN 1930 und andere).

Die gewonnenen Ergebnisse stehen im Gegensatz zu SCHWENKE's (1953) Befunden. Dieser fand bei 100 %-iger rLF für Temperaturen von 18° bzw. 24° C eine Verzögerung der Entwicklung von normalerweise 17,7 bzw. 11,3 Tagen bis um 0,8 Tage.

ZWÖLFER (1931) stellte für Panolis flammea Schiff. überhaupt keinen Einfluß der rLF auf die Eidauer fest. Die Ergebnisse für das Spannerei entsprechen aber ZWÖLFER's (1935) Befund bei der Nonne, Lymantria monacha L., deren Eirauen bei hoher rLF ebenfalls eher schlüpften, als bei geringer.

Über die Einflüsse niedriger rLF-Stufen (50-60 % rLF und weniger) liegen im Schrifttum keine, das Spannerei betreffende Hinweise vor.

Als kürzeste Entwicklungsdauer des Spannereies wurde 9,5 Tage bei 27,9° C x 91 % rLF beobachtet; als längste ergab sich 58,5 Tage bei 10,7° C x 17 % rLF.

Trotz der wiederholt erörterten und kritisierten Mängel der Hyperbel als mathematischer Ausdruck der Temperatur-Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von Insekten (MARTINI 1926, 1929, JANISCH 1927, JANISCH und MAERCKS 1933, QUEDNAU 1957 und andere) wurden die Mittelwerte von Tab. 1 auf diese Weise rechnerisch verbunden. Es hat sich gezeigt, daß die Hyperbel in der Praxis - zumindest innerhalb eines natürlichen, vitalen Lebensbereiches - bessere Auswertungsmöglichkeiten bietet als die Exponentialfunktionen (ZWÖLFER 1934).

Bekanntlich erfolgt die rechnerische Verbindung der Versuchsdaten nach der Blunck'schen Temperatursummenregel (BLUNCK 1923) mit Hilfe der Formel

$$T (t - t_0) = k;$$

worin T die beobachtete Entwicklungszeit, t die während der Entwicklungszeit herrschende Temperatur, t_0 und k zwei artspezifische Konstanten vorstellen.

Durch Bildung und graphische Auswertung der reziproken T -Werte ($\frac{1}{T}$ = "Entwicklungsgeschwindigkeit") läßt sich t_0 (= unterer Temperaturschwellenwert) als Schnittpunkt einer Geraden mit der x-Achse festlegen. (Näheres bei ZWÖLFER 1934, SHELFORD 1927). Ist t_0 bekannt, wird k mit Hilfe der empirischen Daten für Entwicklungsdauer T und wirkende Temperatur t errechnet. Damit ist die Hyperbelgleichung festgelegt. Um brauchbare Werte für t_0 und k zu erhalten, empfiehlt es sich, diese aus möglichst vielen beobachteten Werten (mit Ausnahme der extremen) als Mittelwert zu bestimmen.

Hiernach ermittelt, ergab sich als Hyperbelformel für die Entwicklungsdauer des Spannereies in Abhängigkeit von der Temperatur der Ausdruck:

$$T (t - 7,9) = 199;$$

wobei der untere Temperaturschwellenwert bei $7,9^\circ \text{C}$, die sogenannte Thermalkonstante k bei 199 liegt.

Diese Formel stimmt gut überein mit der von SCHWERTDFEGER (1933) angegebenen und von SCHWENKE (1953) bestätigten Gleichung: $T (t - 8) = 180$. Ihr etwas geringerer Wert für die Thermalkonstante (180) gegenüber dem vorliegenden (199) dürfte mit dem wesentlich weiteren Temperaturbereich zusammenhängen, der bei den hier vorgelegten Untersuchungen zur Anwendung kam.

Wie erwartet, ergeben sich größere Abweichungen der Hyperbel zu den empirischen Werten nur für extrem hohe und tiefe Temperaturen. Innerhalb des vitalen Bereiches nähern sich die errechneten bzw. graphisch bestimmten Werte gut den beobachteten. Zur Bestimmung der Eidauer mit Hilfe der Tagesmittelschwankender Freilandtemperaturen ergeben Formel bzw. Hyperbeldiagramm (Abb. 2) brauchbare Näherungswerte.

3. Einfluß wechselnder Umwelt- faktoren auf das Spannereie.

Bei den Versuchen über die Abhängigkeit des Spannereies von Temperatur und rLF wurde besonderer Wert auf den Einfluß wechselnder Bedingungen gelegt, die den natürlichen Verhältnissen näher kommen als konstante Versuchskombinationen.

Folgende Versuchsserie gestattet Rückschlüsse auf die Wirkung langer kühler und regnerischer Witterungsperioden auf das Spannereie.

Die Versuchsreihe wurde mit insgesamt 1300 Spannereiern durchgeführt. Die frisch abgelegten Eier wurden dabei zunächst verschieden lange Zeit ungünstigen Bedingungen von $7,7^{\circ}\text{C} \times 100\% \text{ rLF}$ ausgesetzt und anschließend in optimale Verhältnisse von $24^{\circ}\text{C} \times 75\% \text{ rLF}$ verbracht. Die ermittelten Sterblichkeitsprozente zeigt Abb. 3 in graphischer Darstellung.

100 %-ige Abtötung der Eier wird hiernach erst bei mindestens 60-70-tägiger Vorbehandlung der Eier in $7,7^{\circ}\text{C} \times 100\% \text{ rLF}$ erreicht. Anhaltende Regenperioden, verbunden mit niederen Temperaturen, müßten eine dementsprechend lange Zeit nach der Ablage der Hauptmenge der Eier andauern, um in freier Natur einen erheblichen Prozentsatz zu vernichten.

50 %-ige Abtötung wird nach 50-tägiger Einwirkung erzielt. Mit einer Sterblichkeit von rund 15-20 % bei 1-30-tägiger Einwirkungsdauer der extrem niederen Temperaturbedingungen entspricht das Ergebnis noch der Größenordnung, wie sie unter optimalen Verhältnissen bei konstanten Temperaturen und rLF vorliegt. (Dauernder Aufenthalt in $24^{\circ}\text{C} \times 75\% \text{ rLF}$ führte zu 13 % Sterblichkeit).

Da die natürliche Entwicklungszeit des Spannereies im Juni-Juli liegt und im mitteleuropäischen Verbreitungsgebiet des Kiefernspanners während dieser Zeit kaum derartig langwäh-

rende, ungünstige Wetterperioden eintreten, ist in der Praxis mit hoher Sterblichkeit durch tiefe Temperaturen kaum zu rechnen. Im übrigen gibt Abb. 3 die Möglichkeit, im Einzelfall die Wirkung ungünstiger Wetterlagen annähernd zu beurteilen.

Abb. 4 zeigt die Verzögerung der mittleren Entwicklungsdauer unter vorgenannten, wechselnden Temperatur- und Feuchte-Bedingungen. Es zeigte sich, daß das Ei in seiner ersten Entwicklungsphase auch unterhalb des ermittelten Temperaturschwellenwertes von $7,9^{\circ}\text{C}$ begrenzt entwicklungsfähig ist. Zum Schlüpfen der Eirauen kommt es in dieser Temperaturstufe jedoch niemals.

Das Diagramm läßt annehmen, daß das empfindlichste Stadium des Spanneres während der Entwicklung das letzte ist. $7,9^{\circ}\text{C}$ sind für diese letzte Phase kritisch. Für den Beginn der Eientwicklung liegt demnach der untere Temperaturschwellenwert etwas tiefer als $7,9^{\circ}\text{C}$. (Auch die hierbei anfänglich kaum erhöhte Eisterblichkeit läßt diesen Schluß zu).

Die Entwicklungsdauer in optimalen Verhältnissen von $24^{\circ}\text{C} \times 75\% \text{ rLF}$ nach der Vorbehandlung im Pessimum ($7,7^{\circ}\text{C} \times 100\% \text{ rLF}$) und die Gesamtentwicklungsdauer dieser Versuchsreihe folgen Geraden (Abb. 4). Nach über 50-tägiger Exposition in $7,7^{\circ}\text{C}$ weichen die Geraden ab und nähern sich nach etwa 60-70-tägigem Aufenthalt der Ordinate.

In einer zweiten Versuchsreihe über die Wirkung wechselnder Temperatur-Feuchte-Kombinationen wurden die Eier zunächst unter optimale Bedingungen ($24^{\circ}\text{C} \times 75\% \text{ rLF}$) gebracht und dann ungünstigen Bedingungen ausgesetzt ($7,7^{\circ}\text{C} \times 100\% \text{ rLF}$; $7,7^{\circ}\text{C} \times 70\% \text{ rLF}$; $7,7^{\circ}\text{C} \times 17\% \text{ rLF}$). Insgesamt 1950 Versuchseier dienten diesem Experiment. Der Aufenthalt zu Beginn unter optimalen Bedingungen wechselte bei den einzelnen Versuchen zwischen 0 bis 12 Tagen. Bei 12-tägigem Aufenthalt im Optimum waren die Eirauen schlüpfreif und "verschwisterte" Eier bereits häufig geschlüpft.

Nach jeweils 50 Tagen Verbleib im Pessimum wurden die Eier

wieder in das Optimum verbracht. So wurden Anhaltspunkte über die Abtötungswirkung der tiefen Temperatur auf die verschiedenen Entwicklungsstufen des Spannereies ermittelt.

Die gefundenen Sterblichkeitsprozente sind als Mittelwerte in Tab. 2 aufgeführt. Wie Tab. 2 c zeigt, führt eine Verbindung tiefer Temperatur ($7,7^{\circ}\text{C}$) mit niedriger rLF (17 %) bei längerer Einwirkungsdauer zum Absterben aller Eier. Selbst völlig ausgebildete Eiraupen kamen nicht mehr zum Schlüpfen. Nach 50 Tagen sind sämtliche Embryonen bzw. Räupchen abgetötet.

Bei niederen Temperaturen, verbunden mit höherer rLF, insbesondere mit gesättigter Atmosphäre, ist die Abtötung für gewisse Entwicklungsphasen des Eies nicht so hoch.

Nach 10-12 tägiger Vorentwicklung unter 24°C , wonach ein mehr oder minder großer Teil der Eiraupen bereits geschlüpft

Tabelle 2. Mortalität des Spannereies: 0 - 12 Tage
Einwirkung von 24°C x 75 % rLF, anschließend 50 Tage $7,7^{\circ}\text{C}$ x 100 %; 75 %; 17 % rLF und wieder 24°C x 75 % rLF

Einwirkungsdauer von 24°C in Tagen:	0	2	4	6	8	10	12
a) $7,7^{\circ}\text{C}$ x 100 % rLF							
% geschlüpft in 24°C	-	0	0	0	0	3	78
% geschlüpft in $7,7^{\circ}\text{C}$	0	0	0	0	0	74	10
% geschlüpft in 24°C	46	40	31	4	0	0	0
Gesamt mortalität	54	60	69	96	100	23	12
b) $7,7^{\circ}\text{C}$ x 75 % rLF							
% geschlüpft in 24°C	-	0	0	0	0	0	57
% geschlüpft in $7,7^{\circ}\text{C}$	0	0	0	0	40	69	24
% geschlüpft in 24°C	40	31	0	0	0	0	0
Gesamt mortalität	60	69	100	100	60	31	19
c) $7,7^{\circ}\text{C}$ x 17 % rLF							
% geschlüpft in 24°C	-	0	0	0	0	2	73
% geschlüpft in $7,7^{\circ}\text{C}$	0	0	0	0	0	0	0
% geschlüpft in 24°C	0	0	0	0	0	0	0
Gesamt mortalität	100	100	100	100	100	98	27

ist, verlassen die restlichen Rupchen bei 70-100 % rLF auch noch nach uberbringung in tiefe Temperaturen ihre Eihullen. Bei 12-tagiger Vorentwicklung im Optimum ergibt sich fur $7,7^{\circ}\text{C} \times 100\% \text{ rLF}$ (Tab. 2 a) uberhaupt kein Verlust, verglichen mit der Mortalitat bei Gesamtentwicklung unter optimalen TF-Bedingungen. Bei 10-tagiger Vorentwicklung in $24^{\circ}\text{C} \times 75\% \text{ rLF}$ zeichnet sich jedoch eine merkliche Mortalitat ab (Tab. 2 a).

Bei einer Vorentwicklungsdauer von 0 - 8 Tagen im Optimum erfolgt unter tiefen Temperaturen kein Schlupfen. Bei Ruckfuhrung in $24^{\circ}\text{C} \times 75\% \text{ rLF}$ (nach 50-tagigem Aufenthalt im Pessimum) ist ein unterschiedlicher, in allen Fallen aber hoher Prozentsatz abgetotet. Die 8 Tage alte Entwicklungsphase (wie sie das Optimum bewirkt) ist die am wenigsten und die 0 Tage alte die widerstandsfahigste gegen tiefe Temperaturen.

Eine Verbindung von $7,7^{\circ}\text{C} \times 70\% \text{ rLF}$ (Tab. 2 b) fuhrt zu einer hoheren Abtotung aller Entwicklungsstufen als jene von $7,7^{\circ}\text{C} \times 100\% \text{ rLF}$. Nach 8-tagiger Vorentwicklung im Optimum ist unter diesen Bedingungen jedoch noch ein hoherer Prozentsatz der Eirupchen unter $7,7^{\circ}\text{C}$ schlupffahig.

Spannereier in einer mittleren Entwicklungsphase sind demnach tiefen Temperaturen gegenuber am empfindlichsten. (Unter hoheren Temperaturen wird demgegenuber die empfindlichste Phase von der letzten Entwicklungsstufe, den bereits vollig entwickelten Eirupchen, reprasentiert; vgl. S. 19).

Zusammenfassend zeigen diese Versuche, da eine langandauernde Einwirkung niederer Temperaturen ($7,7^{\circ}\text{C}$), verbunden mit hoher rLF, das Spannerei im fortgeschrittenen Entwicklungszustand erheblich schadigt, bereits eingesetztes Schlupfen jedoch nicht mehr hemmt. Mageblich ist die zeitliche Dauer der Einwirkung. Kurzfristige, kuhle Regenperioden werden hiernach die Eisterblichkeit nicht wesentlich beeinflussen und sich nur als entwicklungsverzogernder Faktor auswirken. Bei Eiern, die sich schon im Schlupfen befinden, wird dies auch

durch Regenperioden kaum behindert.

Tab. 3 gibt die Entwicklungsdauer in Mittelwerten unter den Bedingungen der vorausgegangenen Versuchsreihe wieder. Es zeigt sich, daß der Schlüpftermin bei 12-tägiger Vorentwicklung in 24° C x 75 % rLF wenig, bei 10-tägiger Vorentwicklung aber erheblich verzögert wird. 7)

Tabelle 3. Entwicklungsdauer des Spannereies in Tagen: 0-12 Tage Einwirkung von 24° C x 75 % rLF, anschließend 50 Tage 7,7° C x 100 % rLF und wieder 24° C x 75 % rLF.

Einwirkung von 24° C x 75 % in Tagen:	7,7° C x 100 %			24° C x 75 %			Gesamt- entw.- dauer
	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	
0	-	-	-	65	8	8,0	58,0
2	-	-	-	5	5	5,0	57,0
4	-	-	-	4	5	4,3	58,3
6	-	-	-	3	4	3,3	59,3
8	-	-	-	-	-	-	-
10	9	21	15,9	-	-	-	25,9
12	1	5	2,9	-	-	-	14,9

Eine dritte Versuchsreihe zur Bestimmung des Einflusses wechselnder, vor allem ungünstiger TF-Bedingungen, auf die Entwicklung wurde so angelegt, daß rund 2600 Eier zunächst 6 Tage (also etwa die Hälfte der Entwicklungsdauer im Optimum) optimalen Temperatur-Feuchte-Verhältnissen (24° C x 75 % rLF) ausgesetzt und dann auf verschiedene Temperaturen und rLF von 17 %; 75 % und 100 % verteilt wurden (Abb. 5).

Eine parallele Gruppe von 2600 Eiern wurde gleichen Temperatur, aber anderen rLF-Bedingungen unterworfen. Die ersten 6 Entwicklungstage verliefen unter 24° C x 17 %; 24° C x 75 %; 24° C x 100 % rLF, die restliche Entwicklungszeit unter verschiedenen Temperaturen und optimaler rLF (75 %). (Abb. 6)

7) Darstellung für Aufenthalt in 7,7° C x 75 % rLF ergäbe ein ähnliches Verhältnis für die Entwicklungsdauer. Bei Aufenthalt in 7,7° C x 17 % rLF schlüpften keine Spannerrauen (vgl. Tab. 2 c).

Zum Vergleich sei auf Abb. 7, 8 und 9 verwiesen, da dort die Mortalitätskurven bei Daueraufenthalt des Spannerreies unter konstanten TF-Kombinationen unter 100 %, 75 % und 17 % rLF wiedergegeben sind.

Abb. 5 läßt einen geringen Rückgang der Sterblichkeit für die höheren Temperaturstufen erkennen. Bei 75 % rLF ist dieser Rückgang größer als bei 17 % und 100 % rLF. Eine erhebliche Abnahme der Sterblichkeit ist vor allem in Verbindung mit niedrigerer Temperatur bei 100 % rLF festzustellen. Bei optimaler rLF von 75 % werden mithin hohe Temperaturen, bei regnerischer Witterung tiefe Temperaturen während der ersten Hälfte der Entwicklungsdauer des Spannerreies gut ertragen. Sie ergeben ein völlig anderes Mortalitätskurvenbild verglichen mit der Entwicklung unter konstant gleichen Temperaturen.

Verläuft die erste Hälfte der Eientwicklung im Optimum (24°C) und ungünstigen rLF-Bedingungen (100 % bzw. 17 % rLF) und werden die Eier anschließend in verschiedene Temperaturen x optimaler rLF (75 %) verbracht, dann tritt ein erhebliches Nachlassen der Eisterblichkeit ein (Abb. 6). Dies gilt für die Temperaturstufen unterhalb 16°C bei Vorentwicklung in 24°C und den 3 verwendeten rLF-Stufen. Bei Temperaturen oberhalb 24°C ist der Rückgang nur für die 100 % und 17 % rLF-Stufe stärker ausgeprägt. Überhaupt wird der schädigende Einfluß bei der 17 % rLF-Stufe unter wechselnden TF-Bedingungen für alle in Frage kommenden Temperaturen am weitesten ausgeglichen. Die Ergebnisse einer Versuchsreihe, wie sie Abb. 6 darstellt, lassen annehmen, daß das Spannerrei unter natürlichen Verhältnissen mit schwankenden Temperaturen und rLF-Werten eine breite optimale Zone (10 % Sterblichkeitsgrenze) besitzt. Sie liegt schon bei einmaligem Wechsel, wie er in obiger Versuchsreihe vorliegt, für rLF-Grade oberhalb 70 % zwischen $14-25^{\circ}\text{C}$. (Unter konstanten TF-Bedingungen lag sie zwischen $16-23^{\circ}\text{C}$; vgl. S. 12).

Auch ist aus diesen Versuchen zu schließen, daß die Temperatur im Vergleich zur rLF der wesentlich wirksamere Faktor

ist. 8)

Abb. 7 und Abb. 8 zeigen die Ergebnisse einer weiteren Versuchsserie, die mit insgesamt 9700 Eiern durchgeführt wurde. Hierbei sind die Eier 1, 3 und 6 Tage einer 100 %-igen bzw. 17 %-igen rLF, kombiniert mit 9 Temperaturstufen, ausgesetzt worden. Nach dieser Zeit wurden sie unter $24^{\circ}\text{C} \times 75\% \text{ rLF}$ verbracht.

Im Vergleich zum Verlauf der Mortalitätskurven bei der Ei-entwicklung unter konstanten TF-Bedingungen (die für entsprechende rLF in dick ausgezogener Strichkurve mit abgebildet sind) zeigt sich ein Rückgang der Sterblichkeit und eine Ausweitung des optimalen vitalen Bereiches.

In Verbindung mit der sehr niederen rLF von 17 % (Abb. 8) bewirkt 1-tägiger Aufenthalt bei hohen Temperaturen einen erheblichen Mortalitätsrückgang. Der Rückgang bei 3-tägiger Exposition ist fast ebenso groß, der bei 6-tägiger Einwirkungsdauer von 17 % rLF etwas geringer.

Noch größer ist die Abweichung der Sterblichkeit von jener unter konstanten TF-Bedingungen unter den niederen Temperaturen bei nur 1-tägiger Einwirkungsdauer von 17 % rLF. Die Sterblichkeit nach 6-tägiger Exposition von tiefen Temperaturen ist dagegen vergleichsweise hoch.

Eine Einwirkung von 100 % rLF bis zu 6 Tagen, verbunden mit hohen und tiefen Temperaturen, beeinflußt die Mortalität nur unbedeutend. Erst bei Temperaturen oberhalb 24°C ist der schädigende Einfluß, insbesondere bei 6-tägiger Einwirkungsdauer von 100 % rLF naturgemäß größer. Er ist (ebenso bei Abb. 8) den extrem hohen Temperaturen zuzuschreiben, unter

8) Beim Vergleich der Entwicklungsdauer der beiden letzten Versuchsserien (Abb. 5 und Abb. 6) zeigt sich eine gute Übereinstimmung mit der Temperatursummenformel: $T(t - 7,9) = 199$, sofern die anfängliche Expositionszeit von 6 Tagen in 24°C mit $1/2$ der Gesamt-Eientwicklungsdauer in Rechnung gestellt wird.

denen das Ei in 6 Expositionstagen bereits $\frac{1}{2}$ seiner Entwicklung durchlaufen hat. (6 Tage unter hohen Temperaturen sind anders zu bewerten wie 6 Tage unter niederen Temperaturen).

Eine abschließende Versuchsreihe mit 2250 Eiern und rhythmisch wechselnden Temperaturen sollte der weiteren Klärung der Resistenz des Spannereies gegenüber kurzfristigen Kälteeinwirkungen dienen: In 2 parallelen Gruppen wurden die Eier abwechselnd verschieden hohen und tiefen Temperaturen, verbunden mit 75 % rLF, und einer optimalen Kombination von $24^{\circ}\text{C} \times 75\% \text{ rLF}$ ausgesetzt. Die Temperatur wechselte dabei jeweils nach 24 Stunden.

Es ergaben sich bei Beginn des Versuchs mit dem Aufenthalt in 24°C im Vergleich zu dem Beginn in den anderen Temperaturen annähernd übereinstimmende Werte. Es konnte eine gemeinsame Kurve für die Mortalität beider Versuchsgruppen aufgestellt werden, die in Abb.9 graphisch dargestellt ist.

Aus dem Diagramm ist ersichtlich, daß unter wechselnden Temperaturbedingungen mit einem Rhythmus von 24 Stunden bei ständigem Zurückpendeln zu einer optimalen Temperatur, die Mortalität des Spannereies sich in einem Temperaturbereich von $12^{\circ} - 30^{\circ}\text{C}$ in normaler Höhe (bis 15 %) hält. Auch bei rhythmischem Wechsel mit der vergleichsweise tiefen Temperatur von $4,3^{\circ}\text{C}$ wurde nur eine geringe Zunahme der Sterblichkeit erzielt.

Von allen Versuchsreihen mit konstanten und wechselnden Temperatur- und Feuchte-Bedingungen entspricht jene, deren Ergebnisse Abb. 9 veranschaulicht, am weitestgehenden natürlichen Verhältnissen. In ihr kommt die große Widerstandsfähigkeit des Spannereies gegenüber ungünstigen Witterungsverhältnissen, auch wenn sie über längere (bis zu 2 Monaten) Zeit währen, am deutlichsten zum Ausdruck.

Wesentlich geringer ist die Resistenz des Spannereies gegenüber niedriger rLF ($< 30\%$). Solch extremen Bedingungen ist es jedoch im natürlichen Biotop sehr selten ausgesetzt.

Der obere Temperaturschwellenwert der Entwicklung liegt bei 31-32°C. Temperaturen über 30°C beeinflussen die Lebensfähigkeit aber immer - auch bei nur kurzfristiger Einwirkung - erheblich im ungünstigen Sinn (vgl. hierzu auch Anmerkung 3 S. 8).

Zusammenfassend ist festzustellen, daß das Spannerei gegen Witterungseinflüsse recht widerstandsfähig ist. Selbst große Temperaturschwankungen werden von der Mehrzahl der Eier ohne Schaden überstanden. Empfindlich ist das Ei im wesentlichen nur gegen niedere rLF. Hohe rLF wird selbst bei längerer Dauer gut ertragen. In der einschlägigen Literatur liegen auch keinerlei Hinweise auf eine große Sterblichkeit des Spannereies durch abiotische Faktoren vor, was in guter Übereinstimmung zu den Ergebnissen obiger Laboratoriumsversuche steht.

II. T . e m b r y o p h a g u m i n B e z i e h u n g z u m K i e f e r n s p a n n e r e i .

Die Hauptaufgabe vorliegender Arbeit war, den Einfluß abiotischer Faktoren auf die Entwicklung und Lebenserwartung von Trichogramma embryophagum HARTIG (Chalc., Hym.) festzustellen. Wie sich im Verlauf der Untersuchungen ergab, ist der Einfluß der Artzugehörigkeit der Wirtseier (wofür Eier von Bupalus piniarius L. und Panolis flammea Schiff. in Frage kamen) größer war als jener von Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Aus diesem Grunde war eine gesonderte Behandlung der Versuchsergebnisse für das Spanner- und das Eulenei erforderlich.

Da der Einfluß winterlich tiefer Temperaturen auf verschiedene Entwicklungsstadien des Parasiten Anhaltspunkte über die Art der Überwinterung im Freien und für die Konservierung le-

benden Zuchtmaterials im Labor zu geben versprach, wurde diesem Teil der Experimente besondere Beachtung geschenkt.

Nach QUEDNAU's (1956, 1957) Ergebnissen an T.cacoeciae MARCHAL war zu vermuten, daß die meisten Trichogramminen im Stadium der Präpupa im Wirtsei überwintern. Es war daher naheliegend, festzustellen, ob diese Art der Überwinterung auch für T.embryophagum zutrifft oder ob für sie noch eine andere Form der Winterruhe besteht.

1. Z u M a t e r i a l u n d M e t h o d e .

Für experimentelle Untersuchungen an Mikro-Hymenopteren - die Imago von T.embryophagum ist etwa $\frac{1}{3}$ bis $\frac{3}{4}$ mm lang - empfiehlt sich die Verwendung kleinster Zuchträume, insbesondere wenn es auf Lebenserwartung und Fortpflanzungsleistung einzelner Individuen ankommt. Zahlreiche Einzelversuche können dabei nebeneinander auf kleinem Raum durchgeführt werden, was zur statistischen Sicherung der Ergebnisse wertvoll ist.

Als Kleinzuchtgefäße bewährten sich für die Trichogramma-Versuche Glasrohrstücke (Abb. 10) von ca. 2 cm Länge und 1 cm Durchmesser (Wandstärke 1 mm). Das eine Ende der beidseitig offenen Röhrchen wurde mit feinem Perlongewebe verschlossen, das andere Ende mit einem Kork, der eine 5 mm weite Bohrung aufwies. Zwischen Kork und Zuchtgläschen wurde ein Stück Perlongewebe eingespannt, das zugleich Nummer und Bezeichnung des Versuchs trug. Diese Art des Verschlusses gestattete ohne Schwierigkeiten das Einsetzen oder Entnehmen von Wespen und Eikärtchen in die Zuchtgefäße. Unter sinngemäßer Ausnützung der positiven Phototaxis der Trichogrammen-Imagines werden die Versuchstiere dabei nicht verletzt. Nur bei massiertem Schlüpfen der Nachkommen kam es gelegentlich vor, daß sich einzelne Wespen zwischen Kante und Perlongewebe des zugebundenen Endes zwängten, was die Versuchsergebnisse jedoch nicht beeinträchtigte. Wie Vorversuche ergaben, hat die synthetische Perlonfaser keinen merkbaren Einfluß auf die Versuchstiere.

Bei sachgemäßer Behandlung der feuchten Salze erwies sie sich in der Anwendung sehr praktisch. Lediglich bei Versuchen mit rLF, die von Phosphorpentoxyd erzeugt wurde, mußte besonders darauf geachtet werden, daß keine Substanz an das Gewebe gelangte. P_2O_5 zerfrißt das Perlongewebe.

In den beidseitig mit durchlässigem Perlongewebe abgeschlossenen Versuchsgläschen war der Luftaustausch gesichert. Die Zuchtgläser wurden nebeneinander - gelegentlich auch in 2 Schichten übereinander - auf die Bespannung der Hygrostatenschalen gelegt, welche ebenfalls aus Perlongewebe bestand. Soweit andersartige Zuchtgefäße als die kleinen Gläser verwendet werden mußten, wird dies im Folgenden jeweils vermerkt.

Auch hier wurden zur Erzeugung gestaffelter Luftfeuchtigkeiten die Hygrostatenschalen mit feuchten Salzen beschickt (vgl. S. 8).

Zu den Temperaturversuchen wurden insgesamt 10 Stufen des Brückenthermostaten (vgl. S. 9) herangezogen.

Das zu den Versuchen benötigte Spanner-Eimaterial wurde nach dem S. 7 geschilderten Verfahren gewonnen; mit dem Unterschied, daß hier die Spannereier von den Kiefernadeln abgelöst und in bestimmter Anordnung und Zahl mittels Tragant auf Eikärtchen geklebt wurden.

Die den Zuchtgefäßen angepaßten Eikärtchen (6 x 15 mm) bestanden aus grobem Papier. Auf ihnen wurden die Wirtseier in Längsreihen aufgeklebt, was den natürlichen Verhältnissen nahekommt (vgl. auch S. 69). Die geordnete Wirtseilage erleichterte bei den Versuchskontrollen den Überblick erheblich. Die so vorbereiteten, an der Luft abgetrockneten Eikärtchen wurden mit Pinzette in den unteren Teil der Zuchtgläser eingelegt.

Soweit nicht anders angegeben, wurden zu sämtlichen Versuchen frische, bis höchstens 1 Tag alte Wirtseier verwendet. Um keinerlei Beeinträchtigung zu erhalten, wurden die Eier auch

nicht weiter vorbehandelt (wie zum Beispiel durch Erhitzen auf 60° C, wie es QUEDNAU 1957 durchführte).

Da in die relativ großen Wirtseiern von Spanner und Eule meist mehrere Parasiteneier abgelegt werden, war zur genauen Kontrolle bei fast allen Versuchen das Aufpräparieren der parasitierten Eier erforderlich. Es erfolgte unter dem Binokular bei 4 x 8-facher Vergrößerung. Mazeration der Eier war nicht erforderlich, da sich das derbe Chorion von Spanner- und Eulenei leicht mit dünnen, in Holzstäbchen eingesetzten Präparier- oder Insektennadeln aufschlitzen läßt. Die besonders zugeschärften Nadelspitzen dürfen nur etwa 1/2 bis 3/4 cm aus dem Holz hervorragen, um nicht zu federn. Skalpellarartig abgeflachte Nadelspitzen bewährten sich besonders zum Abheben der eingeritzten Eihaut. Larven, Vorpuppen oder Puppen lassen sich mit einem solchen winzigen Spatel leicht und ohne Verletzung aus den Wirtseiern entnehmen. Mit einer zweiten Nadel wurde das Ei bei dieser Manipulation durch seitlichen Einstich festgehalten.

Bekanntlich werden von unbegatteten embryophagum-♀♀ nur männliche Nachkommen erzeugt (QUEDNAU 1956, und andere). Es mußten deshalb bei fast allen Versuchen den weiblichen Versuchstieren ♂♂ beigegeben werden. Allerdings kopulieren die Trichogramminen leicht und häufig. Auch genügt eine einzige Begattung zur Befruchtung des gesamten Eivorrates eines ♀. Bei Zusatz von 1 ♂ je ♀ traten nie Versuchsverluste durch unbegattete ♀♀ auf.

Soweit nicht anders angegeben, wurden sämtliche Versuchswespen der Einzel- und Massenzuchten während ihrer gesamten Lebenszeit mit verdünntem Honig gefüttert. Die Konsistenz des Honigwassers variierte nach den jeweiligen TF-Bedingungen. Mittels eines steifen Haares wurden die Tröpfchen der Honiglösung im oberen Teil der Zuchtgläschen angebracht. Ihre Ausmaße waren so fein, daß ein Festkleben der Imagines nicht stattfinden konnte. ♀♀ und ♂♂ nahmen das Honigwasser gierig auf.

Das Umsetzen von Trichogramma-Imagines wurde unter Ausnützung ihrer positiven Phototaxis oder - wo dies technisch nicht möglich war - mit einem feinen Haarpinsel vorgenommen. Die Imagines wurden dabei von seitlich-unten berührt und auf die trockene oder leicht befeuchtete Pinselspitze gebracht.

Das Ausgangsmaterial für die Zuchten von Trichogramma embryophagum HARTIG entstammte dem mittelfränkischen Kiefern-eulengebiet (FÄ Schwabach und Heideck) und wurde 1955 gesammelt. Die schlüpfenden Imagines wurden anschließend an Spannereiern weitergezüchtet und überwintert. Im Frühjahr 1956 lief die Zucht bei Verwendung von Kiefernspanner- oder Mehlmotteneiern als Wirtsmaterial sehr schlecht an. Erst als Euleneier geboten wurden, waren Zucht und Massenvermehrung erfolgreich. Der spätere Übergang von Eulen- zu Spanner-Wirtseimaterial zeigte keinen nachteiligen Einfluß auf die Fortpflanzungshöhe der Parasiten (mit Ausnahme der auf S. 39 f. wiedergegebenen Eigentümlichkeiten des Spannereies als Wirt von T.embryophagum). Auch in den folgenden Jahren wurde bei Wiederaufnahme der Vermehrung des Parasiten nach der Überwinterung beobachtet, daß die aus der Diapause stammenden, weniger vitalen Wespen an Eule sofort eine nahezu vollständige Fortpflanzungshöhe erreichten, am Spanner jedoch nicht. Diese Erfahrung entspricht den natürlichen Verhältnissen im Freiland, wo im jahreszeitlichen Ablauf T.embryophagum zunächst an Euleneiern und erst später an Spannereiern parasitieren kann.

Da die Art mehrere Generationen im Jahr hervorbringen kann, wird sie sich im Laufe der Vegetationsperiode auch noch an weiteren Wirten entwickeln. In der Kiefernwaldbiozönose kommen nach den Eiern der Kieferneule (und ähnlicher Wirte) im Sommer die des Kiefernspanners und eventuell des Spanners Boarmia crepuscularia Hb. oder die der 2. Generation des Spanners Hematarga atomaria L. im August bzw. September dafür in Frage.

(Vgl. ESCHERICH 1931).

Die Massenzuchten des Eiparasiten T.embryophagum wurden in ca. 3 cm weiten, verkorkten Glastuben mit entsprechend großen Eikarten durchgeführt. Das Volumen der Tuben bot den Parasiten- und Wirtsembryonen reichlich Atmungsluft.

Parasitierung und Entwicklung der Massenzuchten vollzogen sich in Temperaturen zwischen 20° und 24° C. Bei Eintritt der Schwarzfärbung der Wirtseier, die den Beginn des Vorpuppenstadiums des Parasiten anzeigt, wurden die Eier entweder sofort in denselben Temperaturen zur Weiterentwicklung gebracht oder kurze Zeit in Temperaturen von + 4 bis 6° C aufbewahrt.

Da das Schlüpfen der Eiraupen des Spanners und der Imagines des Parasiten zeitlich nicht zusammentrifft, brauchten unbe-stiftete Wirtseier nicht von den Eikarten entfernt zu werden. Es genügte ein Entfernen der geschlüpften Eiraupen, das jedoch unerlässlich war, da sie Spinnfäden ziehen, in die sich schlüpfende Imagines verhängen können. Auch im Verlauf der Einzelversuche wurden nur die geschlüpften Eiraupen des Spanners aus den Versuchsgläschen beseitigt.

Die zu den Versuchen verwendeten Wespen waren jeweils höchstens 1/2 Tag alt.

Infolge der umfangreichen Versuchsanlagen und des Parallel-laufens vieler Einzelversuche konnten auch hier die Kon-trollen nur einmal täglich erfolgen. Sie wurden in der S. 8 beschriebenen Weise durchgeführt. Eine Fehlparasitierung durch kurzen Aufenthalt in Zimmertemperatur während der Kon-trolle trat auch für die untersten, verwendeten Temperatur-stufen niemals ein, da die Kontrolle jeweils nur einige Mi-nuten dauerte. Die Aktivität der Versuchswespen aus der 6,2° und 10,5° C - Temperaturstufe stieg hierbei niemals so-weit an, daß es zu einer erfolgreichen Parasitierung gekom-men wäre. (Wie QUEDNAU 1957 feststellte, ist für eine er-folgreiche Parasitierung von Mehlmotteneiern durch T. cacoeciae eine Zeitdauer von mindestens 1 Minute unter optimalen Temperaturen nötig).

Die Versuche liefen bei diffusem Licht in den Kammern des Brückenthermostaten. Über den Lichteinfluß auf Eiablage, Parasitierung und Schlüpfprozent wurden gesonderte Versuche durchgeführt. Ebenso wurde die Wirkung des Fortfalles der Fütterung auf die Lebensdauer der Wespen, auf Parasitierungshöhe und Schlüpfen gesondert untersucht und der Einfluß älterer Wespen bzw. Wirtseier auf Parasitierung und Mortalität festgestellt.

Soweit in den folgenden Ausführungen präimaginale Entwicklung und Imaginalleben getrennt behandelt werden, ergibt die Kombination der Tabellen und Diagramme den gesamten Lebensablauf von T.embryophagum im Zusammenhang mit den Wirten Bupalus piniarius und Panolis flammea.

2. Einfluß konstanter Temperatur und Luftfeuchtigkeit.

Im Folgenden seien zunächst die Ergebnisse der Versuche mit T.embryophagum am Spannerei unter konstanten Temperatur-Feuchte-Verhältnissen dargestellt, deren Kenntnis zum Verstehen der verwickelten Beziehungen zwischen Parasit, Wirtseier und abiotischen Faktoren erforderlich ist.

Über die Lebensdauer gefütterter T.embryophagum - Imagines (bei Anwesenheit von Spannereiern) gibt Tab. 4 und Abb. 11 Aufschluß. Ihnen liegt die Beobachtung von 1544 ♀♀ und 1290 ♂♂ des Eiparasiten zu Grunde. Die Tabelle gibt die Lebensdauer für Temperaturen von 6,2° bis 35° C und rLF von 0 bis 100 % in Mittelwerten an. Abb. 11 stellt sie bei einer für alle Temperaturstufen optimalen rLF von 72-79 % graphisch dar.

Tabelle 4. Lebensdauer gefütterter *T.embryophagum*-
Imagines am Kiefernspanner (in Tagen).

°C)	6,2	12,2	16,3	18,9	21,5	25,2	28,7	31,2	35,0
a) ♀♀									
% rLF									
100	14,0	8,0	7,7	8,4	10,1	6,6	5,0	4,8	2,2
90-95	13,0	14,0	9,1	7,8	9,7	6,8	4,8	4,2	3,0
72-79	15,2	24,5	12,3	11,6	10,8	10,6	9,7	5,0	3,3
51-61	13,8	14,8	11,8	10,2	7,5	8,0	5,2	4,2	4,0
30-35	16,6	15,0	10,2	11,3	7,3	6,2	5,0	1,7	1,2
17	13,8	11,3	12,8	12,6	9,3	6,7	5,8	1,7	1,3
0-10	9,0	11,7	13,7	10,0	8,3	5,0	4,8	1,4	1,0
b) ♂♂									
% rLF									
100	11,3	5,4	5,8	6,2	6,2	4,0	3,5	3,6	2,0
90-95	10,3	4,2	7,4	6,0	5,3	4,8	3,5	3,6	2,8
72-79	8,0	13,8	9,0	8,9	5,8	6,4	4,6	3,5	3,0
51-61	9,3	13,4	11,7	8,4	5,3	5,3	3,0	2,9	2,3
30-35	8,8	9,0	7,8	6,3	3,2	3,3	3,8	1,3	1,0
17	6,9	6,9	6,7	6,4	3,3	2,6	3,2	1,0	1,0
0-10	6,3	6,5	5,4	5,3	3,0	3,0	2,5	1,0	1,0

Werden Eier der Eule als Wirt verwendet (vgl. S. 72), ergeben sich für männliche Wespen gleiche und für weibliche Imagines längere Lebenszeiten als beim Ei des Spanners. Daß die Lebensdauer der ♂♂ somit von der Artzugehörigkeit der Wirtseier unabhängig ist, dürfte mit dem Umstand zusammenhängen, daß sie vom Inhalt der Wirtseier keine Nahrung zu sich nehmen, wie das die ♀♀ tun. Diese lecken bekanntlich von dem Flüssigkeitstropfen, der nach einem Parasitierungsanstich aus dem Wirtsei austritt.

Längste Lebensdauer bei Parasitierung am Spanner wurde bei 12° C x 72 % rLF ermittelt. Sie beträgt für ♀♀ im Mittel 24,5 Tage (Max. 29 / Min. 14), für ♂♂ 14 Tage (Max. 18 / Min. 11). Es sind dies bereits Temperaturen, bei denen die Wespen nur noch wenig aktiv sind und nur noch einige Eier ablegen (S. 40). In höheren Temperaturen ist die Lebensdauer kürzer; im Gegensatz zur wesentlich erhöhten Aktivität und Nachkommenproduktion bei Temperaturen bis zu 30° C. Bei 24-25° C, den Temperaturverhältnissen der höchsten Nachkommenproduktion der ♀♀, beträgt sie im Mittel für ♀♀ 10,5

Tage (Max. 16 / Min. 4), für ♂♂ 6 Tage (Max. 9 / Min. 2).

Die Lebensdauer der ♂♂ ist gegenüber der der ♀♀ wesentlich kürzer und beträgt bei einer rLF von 72-79 % im gesamten Temperaturbereich etwa 60 % der weiblichen Lebensdauer.

Erhöhte oder verminderte rLF wirkt gegenüber 72-79 % lebensverkürzend auf ♀♀ und ♂♂. Dabei wird die Lebensdauer der ♂♂ einschneidender verkürzt und beträgt gegenüber jener der ♀♀ bei 0-10 % rLF ca. 50 % und bei 100 % rLF etwa 67 % in allen Temperaturen.

Kurze Lebenszeiten von 2 Tagen bei den ♀♀ und 1 Tag bei den ♂♂ kamen vereinzelt in allen rLF-Stufen bei Temperaturen über 21° C vor. Der individuelle Unterschied der Lebensdauer ist überhaupt in beiden Geschlechtern sehr groß, auch wenn die Versuche durchweg mit lebenskräftigen Wespen gleicher TF-Herkünfte aus 20-24° C angesetzt wurden.

Tiefere Temperaturen, die für die präimaginale Entwicklung vergleichsweise ungünstig sind, verlängern die imaginale Lebensdauer.

Im Bereich des vitalen Optimums der Parasitierung (24 - 25° C x 90 - 95 % rLF) kommt es darauf an, daß während der ersten Lebenstage der Imagines keine extrem niedere Feuchtigkeit herrscht. Bekanntlich legen die Trichogramminen, und so auch T.embryophagum (S. 49) die Hauptmenge ihrer Eier an den ersten Lebenstagen ab. Ungünstige Witterungseinflüsse während dieser Zeit können den Erfolg einer biologischen Bekämpfung entscheidend beeinflussen. Bestenfalls bewirken Änderungen der Temperatur, rLF oder auch der Lichtverhältnisse eine Verzögerung des Beginns der Eiablagetätigkeit im ungünstigen Sinne. Die Entwicklung der Parasitenpopulation kann aber auch einen völlig anderen Verlauf nehmen als den, der erwartet und berechnet wurde.

Die Versuche zur Feststellung der Lebensdauer ungefütterter weiblicher und männlicher Wespen, die mit oder ohne Ge-

schlechtspartner bzw. Wirtseier lebten, ergaben die folgenden Daten. Zu jeder Versuchsgruppe wurden 50 ♀♀ bzw. ♂♂ (in 2 Gruppen nur 20 ♂♂) verwendet, die in kleinen Zuchtgläsern zu je 10 ♀♀ (Gruppe 1 - 4 + je 10 bzw. 4 ♂♂) bei 19 - 20° C x 75 % rLF gehalten wurden. Tab. 5 enthält die erzielten Lebenszeiten in Tagen.

Tabelle 5. Lebensdauer von ♀♀ und ♂♂ in Tagen (19 - 20° C).

Gruppe	♀♀/Min.	♀♀/Max.	♀♀/Mitt.	oo/Min.	oo/Max.	oo/Mitt.
1 ♀♀ + ♂♂ + Honig + Eier	2	22	9,7	1	12	6,8
2 ♀♀ + ♂♂ + Honig	2	18	16,7	1	16	12,5
3 ♀♀ + ♂♂ + Eier	2	8	4,4	1	7	2,9
4 ♀♀ + ♂♂	1	3	2,2	1	2	1,1
5 ♀♀ + Honig + Eier	2	21	12,1			
6 ♀♀ + Honig	4	27	19,9			
7 ♀♀ + Eier	1	8	4,5			
8 ♀♀	1	5	3,8			

Unter den Versuchsbedingungen der Gruppe 1, die den Verhältnissen der Abb. 11 entspricht, ist die Lebensdauer niedriger als dort, da sich in Massenzuchten - so auch hier - die Lebensdauer immer etwas kürzer erwies als in Einzelversuchen. Fütterung mit Honigwasser verlängert die Lebensdauer bei ♀♀ und ♂♂ beträchtlich. Fehlt den ♀♀ dabei die Möglichkeit zur Eiablage, steht ihnen jedoch während ihrer ganzen Lebenszeit Honigwasser zur Verfügung, so leben sie wesentlich länger, als wenn Wirtseier von Anfang an vorhanden sind. Werden ♀♀ ohne ♂♂ gehalten, ist ihre Lebensdauer ebenfalls verlängert. Mit 19,9 Tagen mittlerer Lebensdauer erreichen bei 19 - 20° C gehaltene, mit Honig gefütterte ♀♀ fast eine ebenso lange Lebensdauer wie solche, die bei 12,2° C x 75 % rLF mit ♂♂ und Wirtseiern zusammen waren.

Ergebnisse über die Beeinflussung der präimaginalen Entwicklungsdauer von T.embryophagum durch Temperatur und rLF gibt Tab. 6 und Abb. 12 wieder. Die Tabelle enthält Mittelwerte,

Minima und Maxima im Durchschnitt aller rLF-Stufen, sowie Mittelwerte der Entwicklungsdauer für alle Temperatur-Feuchte-Kombinationen. Auch hier wurde mit Temperaturen von 6,2° - 35° C und rLF von 0-100 % gearbeitet. Den Ergebnissen liegt die Beobachtung an 7445 parasitierten (= schwarz verfärbten) Wirtseiern und 5145 geschlüpften Imagines des Parasiten zu Grunde. Die präimaginale Entwicklung und das Schlüpfen der Elterngeneration verlief bei

Tabelle 6. Entwicklungsdauer von T.embryophagum.

a) Gesamtentwicklungsdauer in Tagen.
(Parasitierung - Schlüpfen)

°C	6,2	10,8	12,2	16,3	18,9	21,5	25,2	28,7	31,2	35,0
% rLF (Mittelwerte)										
100	-	-	-	-	23,0	20,0	14,3	10,3	10,7	10,9
90-95	-	-	-	-	26,0	19,2	14,2	11,3	x	10,6
72-79	-	-	-	-	23,8	17,3	12,6	10,4	11,3	11,8
51-61	-	-	-	31,6	23,3	16,9	13,3	11,0	11,1	-
30-35	-	-	-	-	27,6	17,0	15,6	10,9	-	-
17	-	-	-	-	x	17,6	13,3	11,9	-	-
0-10	-	-	-	-	23,8	18,6	13,9	12,5	-	-
Durchschnitt 0-100 % rLF:										
Min.	-	-	-	30	21	14	11	9	10	10
Mittel	-	-	-	31,6	24,6	17,9	13,9	11,2	11,0	11,1
Max.	-	-	-	36	30	22	19	15	13	13

b) Entwicklungsdauer bis zur Präpupa in Tagen.
(Parasitierung - Schwarzfärbung)

°C	6,2	10,8	12,2	16,3	18,9	21,5	25,2	28,7	31,2	35,0
% rLF (Mittelwerte)										
100	-	30,0	22,1	11,5	7,9	6,9	5,2	4,3	4,4	5,0
90-95	-	27,3	17,9	11,5	8,1	5,8	5,5	4,7	4,8	5,1
72-79	-	29,1	x	11,3	8,6	6,3	5,2	4,9	5,0	5,1
51-61	-	29,8	20,8	11,1	8,0	6,5	5,3	4,4	4,9	5,0
30-35	-	28,9	20,5	11,0	7,2	6,5	5,8	4,5	5,0	5,3
17	-	28,8	20,0	11,5	7,5	6,2	5,3	4,7	4,9	-
0-10	-	-	20,6	11,4	7,2	5,8	5,6	4,7	4,9	-
Durchschnitt 0-100 % rLF:										
Min.	-	26	17	10	5	5	4	4	4	4
Mittel	-	29,0	20,3	11,3	7,8	6,3	5,4	4,6	4,8	5,1
Max.	-	36	26	13	12	10	8	7	7	7

x = Kombination ohne Versuch !

20-24° C x 75 % rLF.

Eine vollständige Entwicklung bis zur Imago ist bei T.embryo-phagum in Temperaturen von 16,3 bis 35° C möglich. Temperaturen über 35° C standen nicht zur Verfügung. Aus der geringen Anzahl hierbei geschlüpfter Imagines kann jedoch geschlossen werden, daß 35° C annähernd als oberer Temperaturschwellenwert der Entwicklung und des Schlüpfens betrachtet werden kann.

Als kürzeste präimaginale Entwicklungsdauer von der Eiablage bis zum Schlüpfen der Wespen wurden 9,0 Tage bei 28,7° C x rLF zwischen 30-100 % ermittelt; als längste 36 Tage bei 16,3° C x 50 % rLF.

Für die Entwicklung vom Ei bis zur Präpupa lag die kürzeste Entwicklungszeit bei 4 Tagen unter Temperaturen von 25-35° C x sämtlichen rLF, die längste bei 36 Tagen unter 10,8° C x 90 % rLF.

Der Einfluß der Feuchtigkeit auf die Dauer der Entwicklung ist gering. Für die Entwicklung bis zur Präpupa läßt sich bei extrem hoher rLF kein Einfluß gegenüber normal 75 % rLF feststellen. Die weitere Dauer bis zum Schlüpfen wird bei gesättigter rLF in allen Temperaturen etwas verkürzt.

Geringfügig ist auch der Einfluß niederer rLF (für die Eientwicklung des Wirtes (Spanner) ergab sich bei 17 % rLF eine Verzögerung des Schlüpfens der Eirauen bis zu 1 Tag).

Unter dem Temperaturextrem von 35° C erfolgt bei 60 % rLF und darunter kein Schlüpfen der Wespen. Bei 31,2° C setzte es erst von 35 % abwärts aus. Unter diesen Bedingungen tritt 100 %-ige Puppenmortalität des Parasiten ein.

Ebenso liegen die Dinge beim unteren Temperaturextrem von 16,3° C x 30 % und weniger rLF.

Bis zur Schwarzfärbung der Wirtseier (Ei- + Larvenstadien des Parasiten) tritt bei 35° C für rLF unter 17 % und bei 10,8° C

für solche unter 10 % rLF ebenfalls höchste Sterblichkeit auf. In Abb. 12 erscheinen daher die betreffenden Kurvenäste entsprechend verkürzt.

Die Beeinflussung der präimaginalen Entwicklung des Parasiten durch niedrigere rLF bezieht sich also weniger auf die Entwicklungsdauer als auf den Eintritt der Diapause (Näheres S. 59 f.) oder das Absterben eines bestimmten Entwicklungsstadiums. Für die Entwicklungsdauer ist der entscheidende Faktor die Temperatur. In der Abb. 12 sind deshalb die Durchschnittswerte der Mittel aus den 7 rLF-Stufen verwendet worden.

Der gegenüber der Temperatur vergleichsweise geringe Einfluß der rLF auf die präimaginale Entwicklungsdauer der Eiparasiten dürfte folgenden Beweggrund haben: Im Inneren des Wirtseies befinden sich sowohl das Ei des Parasiten, als auch seine verschiedenen Larvenstadien, seine Präpupa und Puppe infolge des feuchten Nährsubstrates ständig unter gleichbleibenden rLF-Bedingungen, auf die die rLF außerhalb der Eischale nur unwesentlichen Einfluß hat. Demgegenüber wirkt die Außentemperatur auf den gesamten Einhalt, also in gleicher Weise auf das Nährsubstrat und auf die verschiedenen Entwicklungsstufen des Parasiten ein.

Auch für die Temperaturabhängigkeit der präimaginalen Entwicklungsdauer des Parasiten wurden die ermittelten Daten (Tab. 6) nach der Blunck'schen Temperatursummenregel ausgewertet. Es ergibt sich für die Gesamtentwicklung vom Ei bis zum Schlüpfen der Wespen die Gleichung:

$$T (t - 9,8) = 215;$$

Die empirisch gefundenen und die nach der Gleichung errechneten Daten stimmen mit Ausnahme des Temperaturbereiches über 29° C und unterhalb 16,3° C gut überein.

Der untere Temperaturschwellenwert für die Gesamtentwicklung liegt demnach bei $t_0 = 9,8^{\circ} \text{C}$, die Thermalkonstante bei $k = 215$.

Jedes präimaginale Stadium von T.embryophagum (Ei, Larve₁,

Larve₂, Präpupa und Pupa) hat jedoch seinen eigenen, von dem vorausgehenden und dem folgenden Stadium verschiedenen unteren Temperaturschwellenwert. Es scheint sogar, daß einzelne Stadien zu verschiedenen Zeiten ihres Ablaufes unterschiedlich auf Temperaturen reagieren. (Ähnliches fand QUEDNAU 1957 für T.cacoeciae).

Die oben mitgeteilte Hyperbelgleichung muß somit als eine Zusammensetzung aus mehreren Teilfunktionen gelten. Der t_0 -Wert von $9,8^{\circ}$ C ist ein Mittelwert und die Thermalkonstante $k = 215$ ein Sammelwert von der Eiablage bis zum Schlüpfen der Imagines.

So hat zum Beispiel die Gleichung für die Entwicklung bis zum Vorpuppenstadium (Ei + L₁ + L₂), aus den empirischen Daten (Tab. 6 b) ermittelt, die Form:

$$T (t - 7,2) = 98;$$

Für die Entwicklung von der Präpupa bis zum Schlüpfen der Imagines (Präpupa + Pupa) gilt:

$$T (t - 12,2) = 110;$$

Als unteren Temperaturschwellenwert für das Schlüpfen weisen die empirischen Daten auf $14 - 15^{\circ}$ C hin.

Über die Fruchtbarkeit von T.embryophagum unter gestaffelten, konstanten TF-Bedingungen gibt Tab. 7 a) - d) Aufschluß. Sie enthält von jeweils 10-20 Versuchs-♀♀ die mittlere Nachkommen-

-
- 9) Wieviele weitere Wirtseier über die geglückte Parasitierung hinaus von ♀♀ angestochen wurden, ist in der Tabelle nicht vermerkt. Ebenso kann über die Mortalität während der Ei- und Larvenzeit nichts ausgesagt werden. Verfärbte Eier lieferten stets Wespen. Ein Schlüpfen von Eirauen des Spanners aus parasitierten Eiern konnte nicht festgestellt werden. In Bestätigung von QUEDNAU's (1957) diesbezüglichen Beobachtungen müssen derartige Angaben SCHULZE's (1926) für T.evaneszens auf Irrtum beruhen. Auch in allen geöffneten, verfärbten Wirtseiern, aus denen keine Wespen geschlüpft waren, befanden sich immer Eiparasiten verschiedener Stadien und nie Eirauen oder ein prälarvales Entwicklungsstadium des Spanners.

Tabelle 7. Fruchtbarkeit von *T.embryophagum* am Spannerei.

a) Parasitierte Spannereier je ♀ (Mittelwerte).

°C	6,2	10,5	12,2	16,3	18,9	21,5	25,2	28,7	31,2	35,0
% rLF	- 1)									
100	-	5,0	9,2	11,1	20,7	29,7	40,3	22,0	16,5	11,0
90-95	-	5,0	10,8	12,1	25,0	24,7	36,0	15,5	11,5	11,5
72-79	-	5,0	8,0	10,3	19,6	18,8	27,8	16,0	14,0	12,3
51-61	-	4,0	6,2	9,9	20,5	15,8	25,0	15,0	9,7	10,7
30-35	-	3,7	6,0	6,4	13,8	16,5	17,9	18,5	4,5	2,0
17	-	3,0	3,8	10,3	21,5	15,8	12,1	21,0	5,3	2,0
0-10	-	2,0	3,1	7,8	25,0	18,0	14,4	9,5	9,7	3,0
zus.	-	4,0	6,7	9,7	20,9	19,9	24,8	16,8	10,2	7,4

b) Trichogrammen je parasitiertes Spannerei (Mittel).

100	-	2,6	2,7	2,4	3,1	2,6	1,8	3,2	3,2	3,1
90-95	-	2,5	2,5	2,6	3,1	3,2	2,9	3,3	4,5	2,8
72-79	-	2,5	2,6	2,6	2,7	3,2	3,6	3,4	3,1	2,2
51-61	-	2,6	3,2	2,6	2,9	3,1	3,6	3,0	2,9	2,8
30-35	-	2,8	2,4	3,1	3,0	3,0	2,7	3,0	3,0	1,8
17	-	2,7	2,9	2,8	2,4	2,5	2,9	2,9	2,5	2,7
0-10	-	2,9	3,1	2,9	2,7	2,4	2,7	3,2	2,5	3,0
zus.	-	2,7	2,8	2,7	2,8	2,9	2,9	3,1	3,1	2,6

c) Nachkommen je ♀ (Mittelwerte).

100	-	13,0	24,5	26,8	64,0	77,2	73,3	71,0	52,0	34,4
90-95	-	12,5	27,5	31,1	77,7	80,0	105,5	51,3	52,0	32,8
72-79	-	12,5	21,0	26,5	52,1	60,0	99,8	53,7	43,0	27,5
51-61	-	10,4	19,8	25,9	58,7	48,5	90,7	45,0	27,7	30,3
30-35	-	10,3	14,4	19,8	41,6	50,2	48,3	56,0	13,5	3,7
17	-	8,1	11,2	28,4	52,5	38,8	34,9	61,3	13,3	5,3
0-10	-	5,8	9,8	22,7	68,0	43,2	38,7	30,0	24,0	9,0
zus.	-	10,4	18,3	25,9	59,2	56,8	70,2	52,6	32,2	20,4

d) ♀ : ♂ -Verhältnis der Nachkommen (Mittelwerte: ♀♀ je 1 ♂)

100	-	-	-	2,3	2,9	1,6	2,4	1,5	3,2	5,4
90-95	-	-	-	2,2	2,4	1,2	2,5	2,8	2,0	3,0
72-79	-	-	-	2,1	1,7	1,5	1,9	3,2	2,8	5,0
51-61	-	-	-	1,6	3,2	1,2	1,5	1,1	2,9	3,2
30-35	-	-	-	2,0	2,6	2,1	3,3	2,9	1,0	5,0
17	-	-	-	2,0	2,5	1,1	2,3	2,0	-	-
0-10	-	-	-	-	1,8	3,5	3,5	6,5	-	-
zus.	-	-	-	(2,0)	2,4	1,7	2,5	2,9	(2,4)	(4,3)

1) - ohne Versuchsergebnis.

zahl (c), die Anzahl parasitierter (= schwarz verfärbter) Wirtseier (a)⁹⁾ und die durchschnittliche Nachkommenzahl je Wirtsei (b), sowie das Geschlechterverhältnis der geschlüpften Nachkommen (d). Die zu den Versuchen verwendeten Wespen stammten aus den Massenzuchten (20-24° C). Es wurden etwa 800 ♀♀ und 7445 von ihnen parasitierte Wirtseier beobachtet.

Die ♀♀ wurden hierbei - wie in den meisten der folgenden Versuche - mit je 1 ♂ einzeln in Zuchtgläsern gehalten (S. 27). Täglich wurden neue Eikarten vorgelegt. Nach 1-tägiger Parasitierung wurde jede Eikarte in einem besonderen Gläsern bis zum Schlüpfen der Nachkommen unter den betreffenden TF-Bedingungen gehalten.

Die Werte der Tabellenreihe 7 enthalten Mittelwerte für jede der 70 verwendeten TF-Kombinationen.

Die Abhängigkeit der Eiablage von T.embryophagum von Temperatur und rLF ist erheblich. (Für die präimaginale Entwicklung bis zur Präpupa gilt dies nur von der Temperatur).

Optimale Temperaturen für Eiablage und Stechlust liegen um 25° C. Einen vitalen Bereich stellt die Temperaturzone von 19 - 29° C vor. Ober- und unterhalb dieser Zone nimmt die Anzahl parasitierter Wirtseier rasch ab.

Was die rLF anbetrifft, so nimmt in allen Temperaturstufen die Höhe der Parasitierung von 0 % nach 100 % rLF zu. Innerhalb der vitalen Temperaturzone von 19-29° C ist die Feuchte von geringerem Einfluß. Oberhalb 29° C beträgt die Anzahl erfolgreich parasitierter Eier bei 0-35 % rLF nur etwa 1/3 jener, die bei 90-100 % rLF parasitiert wurden. Bei 10°-12° C beträgt sie für 0 % rLF ebenfalls nur 1/3 der Parasitierung bei 100 % rLF.

Höchste relative Parasitierung wurde bei Temperaturen von 10,5-19° C in Verbindung mit 90-95 % rLF erzielt. Über 21,5° resultierten die Bestwerte bei gesättigter rLF.

9) Anmerkung siehe S. 39 !

Die günstige Temperaturzone von 19-29° C, sowie die förderliche Wirkung höherer rLF, macht sich ebenso in der Höhe der Gesamteiablage von T.embryophagum bemerkbar, als auch in der Anzahl parasitierter Wirtseier. Als Maximum der Gesamteiablage je ♀ wurden 126 Nachkommen bei ca. 25° C x 95 % rLF ermittelt, als Durchschnitt 105,5 Eier. Der Durchschnitt an bestifteten Spannereiern war bei 25° C x 100 % mit 40,3 bestifteten Eiern am höchsten.

Im Durchschnitt der Gesamtversuche ergab 1 Spannerei 2,8 Parasiten (Tab. 7 b). Ein geringer Anstieg dieser Zahl war für höhere Temperaturen festzustellen, mit Ausnahme der 35° C - Stufe, bei welcher die je Ei erzielte Wespenzahl wieder abnahm.

Dagegen besitzt die Luftfeuchtigkeit für die Bestiftungshöhe der Wirtseier mit Parasiteneiern erhebliche Bedeutung. In der niedrigsten Temperaturstufe, bei welcher Eiablage möglich ist (10,5° C), wird in trockener Luft (0-10 % rLF) die vergleichsweise höchste Zahl von Parasiteneiern je Spannerei abgelegt. Mit zunehmender Temperatur wird die höchste Anzahl von Wespen je Wirtsei bei immer höheren rLF-Stufen erzielt. Bei 35° C tritt die höchste Parasitenzahl je Spannerei in feuchtigkeitsgesättigter Luft auf. Die Temperatur bestimmt dabei nur die relative Höhe. Die höchste, durchschnittliche Zahl wurde bei 31,2° C x 95 % rLF erzielt, unter welchen Bedingungen 4,5 Wespen je Spannerei enthalten waren. (Ein Maximum wurde bei überschüssigem Angebot von Wirtseiern mit 7 Parasitenembryonen in einem Ei ermittelt; bei Überschuß von Trichogramma-♀♀ (Massenzucht) mit 9 Embryonen).

Bei hoher Parasitenzahl je Wirtsei sind die schlüpfenden Individuen vergleichsweise klein, weniger widerstandsfähig und in ihrem Fortpflanzungsvermögen beschränkt. Beim Spannerei als Wirt wurde beobachtet, daß die Größe der schlüpfenden Wespen bei 2-3 Geschwistern je Wirtsei noch durchaus normal ist. Enthielt es nur 1 Wespe, so entstanden Riesenexemplare oder der Wirtseinhalt wurde nur zum Teil aufgebraucht.

Extrem hohe Temperatur und rLF, sowie niedere Temperatur und rLF sind also nicht die günstigsten Voraussetzungen für eine erfolgreiche Zucht des Eiparasiten. Die besten Bedingungen für die Parasitierung liegen dort, wo bei einer Höchstzahl von Nachkommen auch eine Höchstzahl parasitierter Spanner-eier angestochen wird. Diese Kombination liegt bei etwa $25^{\circ}\text{C} \times 90-95\% \text{ rLF}$. Sie ist für die Praxis bedeutungsvoll bei der Anlage von Massenzuchten.

Die vergleichsweise hohe Bestiftung der Spannereier wird vermutlich durch ihre derbe Eischale ausgelöst. Wahrscheinlich legen die Trichogramma-♀♀ bei jedem geglückten Einstich mehrere und eventuell eine Überzahl von Eiern ab. Das Geschlechterverhältnis (Tab. 8 d) der geschlüpften Nachkommen, wie sie unter gestaffelten, konstanten TF-Bedingungen gezogen wurden, ist für den gesamten untersuchten TF-Bereich $2,6 \text{ ♀♀} : 1 \text{ ♂}$. Unter optimaler Zuchtkombination von $25^{\circ}\text{C} \times 75-95\% \text{ rLF}$ trafen $2,2 \text{ ♀♀}$ auf 1 ♂ . Gegen extrem hohe Temperaturen (35°C) und extrem niedere rLF ($0-10\%$) sind die ♀♀ wesentlich resistenter als die ♂♂.

Wahrscheinlich wirken ungünstige Temperatur und rLF erst auf das Puppenstadium bzw. auf die fertig entwickelten Wespen im Wirtsei ein, sowie auf das Schlüpfen der letzteren. Eine unterschiedlich schädigende Beeinflussung im Ei- bis Vorpuppenstadium scheint ausgeschlossen, da das Verhältnis von ♀♀ : ♂♂ nach einer anschliessenden Überwinterung ungeschlüpfter, parasitierter Wirtseier (Diapause) keine Beeinträchtigung des ♂♂ - Anteils ergab (vgl. S. 65 ff).

Die ♂♂ sind gewöhnlich sofort nach dem Schlüpfen zur Kopula befähigt. In freier Natur warten sie nach dem Schlüpfen bekanntlich geradezu auf die schlüpfenden ♀♀ umliegender, parasitierter Eier. Ausserdem sind sie sowohl bei einem als auch bei verschiedenen ♀♀ zu mehreren Begattungen fähig. Der Eivorrat eines ♀ kann bei einmaliger Begattung ausreichend befruchtet werden. Die vergleichsweise kürzere Lebensdauer der ♂♂ oder auch ein geringerer ♂♂-Anteil wird daher unter natür-

Tabelle 8. Fruchtbarkeit von *T.embryophagum* bei Zucht über mehrere Generationen am Spannerei unter konstanten Temperatur- und Feuchte-Bedingungen (Mittelwerte).

°C 16,3 18,9 21,5 25,2 28,7 31,2 35,0

% rLF

a) Parasitierte Eier je ♀

100	5,0	10,9	2,5	8,3	11,3	2,5	1,0
90-95	5,3	11,8	12,6	15,2	11,6	5,0	5,0
72-79	5,0	17,7	10,5	15,3	10,5	4,5	3,0
51-61	6,7	9,1	14,0	12,3	5,0	2,3	1,3
30-35	6,6	5,2	7,0	7,0	7,5	x	x 1)
17	3,0	2,7	5,3	4,2	3,0	-	- 2)
0-10	-	8,1	9,0	10,3	0,9	-	-
zus.	4,5	9,3	8,7	10,4	7,1	2,0	1,5

b) Trichogrammen je parasitiertes Ei

100	2,3	2,7	3,6	3,4	3,0	2,5	5,0
90-95	2,5	2,6	2,8	2,8	2,8	3,4	3,8
72-79	2,4	2,7	2,7	2,8	3,6	3,6	4,7
51-61	2,4	2,7	2,8	2,8	3,0	3,1	3,2
30-35	2,7	2,8	2,1	2,5	3,1	x	x
17	2,7	2,8	2,9	2,8	3,3	-	-
0-10	-	2,9	3,0	3,2	3,3	-	-
zus.	2,5	2,7	2,8	2,9	3,2	(3,2)	(4,2)

c) Nachkommen je ♀

100	11,5	29,0	9,0	28,0	34,0	6,3	5,0
90-95	13,2	30,8	35,7	43,2	32,2	17,0	19,0
72-79	12,0	47,3	28,0	43,0	37,5	16,0	14,0
51-61	16,0	24,6	39,0	34,2	15,0	7,0	4,0
30-15	17,8	14,4	15,0	17,5	23,0	x	x
17	8,1	7,3	15,3	11,8	10,0	-	-
0-10	-	23,6	26,7	32,7	3,0	-	-
zus.	11,2	25,3	24,1	30,1	22,1	6,6	6,0

d) ♀ : ♂ -Verhältnis der Nachkommen (♀♀ je 1 ♂)

100	-- 3) 8,5	2,2	3,6	2,8	--	--
90-95	--	2,1	2,3	1,0	2,3	--
72-79	--	2,3	1,5	3,9	2,7	12,0
51-61	--	--	1,3	3,1	--	--
30-35	--	1,0	1,0	1,9	1,5	x
17	--	2,0	2,0	2,3	1,3	-
0-10	--	4,0	1,7	1,8	--	-
zus.	--	2,8	1,7	2,5	(2,1)	(12,0)

1) x = Eltern-♀♀ steril; 2) - = keine Eltern-♀♀;
3) -- = ohne Nachkommenschlüpfen;

lichen Verhältnissen die Entwicklung der Parasitenpopulation nicht beeinträchtigen. Die rein männliche Nachkommenschaft unbegatteter ♀♀, die auch im natürlichen Biotop zuweilen vorkommen, bieten zudem einen Ausgleich.

Um festzustellen, ob ein Nachlassen der allgemeinen Vitalität eintritt, wenn sich die Nachkommen unter denselben (konstanten) TF-Bedingungen entwickeln, unter denen schon die Elterngeneration präimaginal und imaginal abgelaufen war, wurden entsprechende Versuche mit insgesamt 480 ♀♀ und 400 ♂♂ des Parasiten angesetzt. Diese lieferten in der Nachkommenschaft 3800 parasitierte Spannereier und 2700 geschlüpfte Wespen. Tabellenreihe 9 a) - d) gibt die Ergebnisse der Fruchtbarkeit wieder. Sie enthält die mittlere Nachkommenzahl (c), die Anzahl parasitierter (= schwarz verfärbter) Wirtseier (a), die durchschnittliche Nachkommenzahl je Wirtsei (b) und das Geschlechterverhältnis der geschlüpften Wespen (d).

Im Vergleich zu einer Temperatur- und Feuchte-Herkunft der Muttertiere aus 20-24° C (Tab. 7) ergab sich hier eine weit geringere Parasitierungsfähigkeit der Eltern-♀♀ und eine verminderte Nachkommenproduktion, selbst wenn Bestiftung und präimaginale Entwicklung der Nachkommen unter optimalen TF-Bedingungen ablief. Eine rLF von 72-79 % war unter diesen Voraussetzungen am günstigsten, gegenüber einer solchen von 90-100 % rLF bei Herkunft der Elternwespen aus 20-24° C. Auffallend war, daß auch für 0-10 % rLF erhöhte Parasitierung von Eiern bzw. Nachkommenproduktion festgestellt werden konnte. Vielleicht ist die Eiablage der Wespen unter dieser, die Lebensdauer stark verkürzenden niederen rLF überstürzt.

Der Schlüpfbereich der 2. Generation ist im ganzen Temperaturgebiet bei allen Feuchtestufen ebenfalls erheblich eingeschränkt. Während bei der S. 39 f. geschilderten Versuchsreihe die höchste Nachkommenproduktion (bei einer ebenfalls höchsten Zahl parasitierter Spannereier) bei 25° C lag, trat sie unter vorliegenden Bedingungen bei ca. 19° C auf. (Temperaturen von 19° C liegen über dem langjährigen Monatsmittel der Temperatur

für Juli-August - KLIMAKUNDE des deutschen Reiches 1931, für den Ort Würzburg. 19°C ist also für eine 2. Generation von T.embryophagum am Kiefernspannererf bereits eine optimale Temperatur).

Die Anzahl der je Spannerei sich im Durchschnitt entwickelnden Trichogrammen ist dagegen im Vergleich zu der vorausgegangenen Versuchsreihe (Tab. 7; Herkunft der Muttertiere aus $20-24^{\circ}\text{C}$) nahezu unverändert. Sie liegt hier bei 2,6 Trichogrammen je Wirtsei, dort bei 2,8 Wespen je Ei.

Auch das Geschlechterverhältnis der geschlüpften Nachkommen ist bei beiden Versuchsreihen ähnlich. Es zeigt sich auch hier die wesentlich höhere Überlebensfähigkeit der weiblichen Nachkommen gegenüber ungünstigen Temperatur- und Feuchtebedingungen.

Verlief die präimaginale Entwicklung der Muttertiere bei Temperaturen von $31-35^{\circ}\text{C}$ x $30-35\%$ rLF, erweisen sie sich steril. Ein Schlüpfen der 2. Generation findet nur zwischen $19-29^{\circ}\text{C}$, über 29°C nur bei optimaler Feuchte von 75% statt.

Die Wirkung konstanter TF-Bedingungen vor allem auf den 2. Teil der präimaginalen Entwicklung von T.embryophagum (Präpupa bis Schlüpfen der Imago) behandeln die folgenden Untersuchungen, bei denen besonders auf den Einfluß von Temperatur und rLF auf den Schlüpfvorgang geachtet wurde.

Abb. 13 stellt das diestbezogene Vitalitätsdiagramm (Schlüpfdiagramm) der Nachkommen dar, wenn die ♀♀ und ♂♂ der Eltern-generation aus $20-24^{\circ}\text{C}$ stammen. Der untersuchte TF-Bereich lag zwischen $6,2^{\circ}$ und 35°C x $0-100\%$ rLF. Die eingetragenen empirischen Daten sind Mittelwerte aus 10-20 Einzelversuchen.

Das Schlüpfen ist ebenso wie Eiablage und Entwicklung weitgehend von den jeweils herrschenden TF-Verhältnissen abhängig. Günstige Bedingungen für das Schlüpfen liegen im gleichen Temperatur-Bereich ($19-29^{\circ}\text{C}$) wie für die präimaginale Entwicklung. Die höchsten Schlüpfprozente traten für alle rLF-Stufen

in 25° C auf. 72 % geschlüpfte Nachkommen bei 50-60 % rLF und 62 % bei 72-79 % rLF zeigen, daß für das Schlüpfen etwas niedrigere Feuchtwerte günstiger sind als für Eiablage und Entwicklung bis zur Präpupa (90-100 % rLF).

Die niederste Versuchstemperatur, bei der die Wespen noch schlüpften, lag bei 16,3° C. Der untere Temperaturschwellenwert für diesen Vorgang dürfte sich demnach um 14-15° C bewegen.

Niedere rLF hemmt in allen Temperaturstufen das Schlüpfen. Unter extrem hohen Temperaturen (31-35° C) schlüpfen die Wespen nur bei Feuchtwerten über 30-35 % rLF. In 16,3° C kommt es bei 0-10 % rLF zu keinem, bei 30-35 % rLF nur noch vereinzelt zum Schlüpfen.

Den Anteil ungeschlüpfter Nachkommen von T.embryophagum als " Mortalität " zu bezeichnen, ist nicht gerechtfertigt. Dies gilt allenfalls für den Ausfall des Schlüpfens unter extrem hohen Temperaturen (31-35° C).

Unterhalb einer Temperatur von 14-15° C (= unterer Temperaturschwellenwert für das Schlüpfen) gehen alle Parasiten mit Eintritt des Vorpuppenstadiums in Diapause über. Dieses Stadium dient in der Natur zur Überwinterung. Wie bei einschlägigen Versuchen (S. 58 - 67) festgestellt wurde, gehen nach vorübergehend einwirkender Kälte lebensfähige Trichogrammen auch dann aus parasitierten und überwinterten Eiern hervor, wenn sie ihre präimaginale Entwicklung zwischen 14° und 31° C durchlaufen hatten. Das Schlüpfdiagramm (Abb. 13) enthält also im Temperaturbereich von 7,8° C (= unterer Temperaturschwellenwert für Eiablage + Entwicklung bis zur Präpupa) bis 31° C noch einen mehr oder weniger hohen Prozentsatz von Parasiten, die sich in Diapause befinden und nach einer bestimmten Kälteeinwirkung (= " Überwinterung ") zu schlüpfen vermögen.

Der Prozentanteil geschlüpfter Nachkommen und parasitierter Spannereier, aus denen Nachkommen schlüpften, ist nahezu gleich

und unterscheidet sich nur durch einen geringen Teil in Wirtseiern, aus denen bereits Geschwisterimagines geschlüpft sind, zurückbleibender Individuen. ¹⁰⁾

Gleichartige Untersuchungen über den Schlüpfanteil der Nachkommenschaft wurde auch mit *Trichogramma*-♀♀ durchgeführt, die aus fortlaufend über mehrere Generationen unter gestaffelten, konstanten TF-Verhältnissen geführten Zuchten stammten.

Bei diesen Versuchen wurden insgesamt 480 *Trichogramma*-♀♀, die ihre präimaginale Entwicklung in Temperaturen zwischen 16,3° und 35° C durchlaufen hatten, 3800 von ihnen parasitierende Spannereier und 2700 geschlüpfte Nachkommen berücksichtigt.

Abb. 14 gibt die Ergebnisse in Form des Schlüpfdiagramms wieder. Das höchste Schlüpfprozent lag hier um 28° C. (Stammten die Muttertiere aus 20-24° C, so lag der Höchstwert bei ca. 25° C). Auch der Verlauf der Grenzlinien für 50 %-iges, 20 %-iges und 10 %-iges Schlüpfen weist hier auf einen unteren Temperaturschwellenwert für diesen Vorgang von 14-15° C hin; jedoch kam es in der 16,3° C-Stufe nicht zum Schlüpfen von Parasiten-Imagines. Die Vorpuppen gehen hier bereits sämtlich in Diapause über. Auch im übrigen Temperaturbereich erweist sich das Schlüpfen bei Zucht über mehrere Generationen unter gleichen TF-Bedingungen als eingeschränkter gegenüber Temperatur-Herkünften der Elterntiere aus 20-24° C.

Das fehlende Schlüpfen unter der extrem hohen Temperatur von 35° C wird durch ein Absterben der Parasiten in präimaginalen Stadien bewirkt. Im übrigen Temperaturbereich beruht es auf einem verstärkten Übergang in das Diapausestadium.

10) Für sämtliche Untersuchungen mit konstanten oder veränderlichen Temperaturen wurde deshalb im Folgenden jeweils nur eine graphische Darstellung (entweder die der Anzahl be-stifteter Wirtseier oder die der Zahl abgesetzter Nachkommen) gegeben. (Unter Einbeziehung der Werte aus Tab. 7 b) kann für jede Kombination die andere Größe berechnet werden).

Eine Nebenversuchsreihe diente der Feststellung des Verhaltens der Wespen gegenüber Spannereiern, deren Embryonalentwicklung bereits im Gange war. Hierzu wurden die Spannereier einen oder mehrere Tage bei Zimmertemperatur und 75 % rLF aufbewahrt und darnach Trichogramma-♀♀ zur Parasitierung vorgelegt. Je 2 ♀♀ wurden gemeinsam mit 2 ♂♂ in einem Zuchtglas (Abb. 10) an solche Spannereier gesetzt und jeder Versuch 5-mal wiederholt.

Es zeigte sich hierbei, daß bei Spannereiern mit angelaufener Embryonalentwicklung die erfolgreiche Parasitierung mit dem Alter der Eier rasch abnimmt, zugleich aber die Zahl der je Spannerei abgelegten Parasiten ansteigt. Im Zusammenhang mit letzterem wird auch das Schlüpfprozent relativ erhöht. In einer gegenüberstellenden, in gleicher Weise durchgeführten Versuchsreihe mit Spannereiern, die bei + 6° C aufbewahrt worden waren, konnte nur die Anzahl je Trichogramma-♀ parasitierter Wirtseier festgestellt werden. Die Schlüpfprozente beider Versuche gibt Tab. 8 wieder.

Tabelle 8. Wirkung 0-60 Tage bei 19° bzw. 6° C aufbewahrter Spannereier auf Parasitierungshöhe und Schlüpfprozent von T.embryophagum.

Wirtseier Aufbew. in Tagen:	Anzahl par.Eier	bei 19° C %	Tr/Ei	bei 6° C Anzahl par.Eier
0	9,9	45,0	2,9	9,9
1	3,8	36,8	3,2	7,1
2	2,1	38,1	2,9	6,9
3	2,7	30,7	2,3	6,2
5	1,1	28,2	2,8	-
6	2,4	41,7	3,2	5,3
7	2,0	68,5	3,9	-
8	2,4	-	-	4,8
60	- 1)	-	-	4,2

1) - = ohne Beobachtung

Da unter + 6° C keine Entwicklung des Spannereier erfolgt, ging hier die Höhe der Parasitierung wesentlich langsamer zurück als in der obigen Versuchsreihe.

Für Massenzuchten können also Spannereier, die mehrere Tage bei + 6° C aufbewahrt worden waren, noch gut zur Parasitierung verwendet werden, wobei ein gewisses Nachlassen der Parasitierungshöhe in Kauf genommen werden muß.

Von besonderem Interesse war das Legeverhalten von Trichogramma-♀♀ an den einzelnen Tagen ihres Lebens. Hierzu wurde das Verhalten von 770 ♀♀ studiert, die ihre präimaginale Entwicklung bei 20-24° C durchlaufen hatten. Bei Trichogramminen wird bekanntlich unter normalen Umständen die Hauptmenge der Eier in den ersten Lebenstagen abgelegt (SCHULZE 1926). Dasselbe war für T.embryophagum zu erwarten und wurde durch die folgenden Versuche bestätigt. Ihre Ergebnisse sind für 8 Temperaturstufen x 75 % rLF in Abb. 15 dargestellt. Nach Abschluß ihrer Eiablage leben die ♀♀ noch kürzere oder längere Zeit unter Nahrungsaufnahme, doch kommt es nicht zu einer Regeneration der Eiproduktion.

In Abb. 15 wurde die rLF von 0-100 % in jeder Temperaturstufe gemittelt und ein Wert dafür angegeben (sodaß die Werte in Vergleich gesetzt werden können zu den Durchschnittswerten für 0-100 % rLF der Gesamtparasitierung aus Tab. 6 a). (Zum besseren Ausgleich der Kurven sind für die empirischen Daten die gleitenden Mittel über 3 Tage dargestellt;)

Im allgemeinen ergibt sich das Maximum der täglichen Eierzeugung bei einer rLF von 72-79 %, für welche Feuchte sich auch im ganzen Temperaturbereich die längsten Lebenszeiten ergaben.

In allen Temperatur- und Feuchtestufen wurde die höchste Anzahl parasitierter Spannereier (bzw. abgesetzter Parasiten-eier) stets am ersten Lebenstag der Versuchswespen erzielt. Bei Temperaturen über 21,5° C nimmt diese Zahl in den Folgetagen rasch ab, unterhalb 21,5° C vergleichsweise langsam. Doch erstreckt sich die gesamte Eiablagezeit im letzteren Falle im Zusammenhang mit der längeren Lebensdauer über einen weiteren Zeitraum. Auch ist der tägliche Parasitierungssatz je Wespe an den späteren Lebenstagen etwas höher als unter

Temperaturen von $21,5^{\circ}\text{C}$ und darüber.

Als Maximum der Tagesleistung (Mittel von 0-100 % rLF) wurden am ersten Lebenstag unter $25,2^{\circ}\text{C}$ im Mittel 10,9 parasitierte Spannererier erzielt, die insgesamt im Mittel 31,6 Parasitennachkommen enthielten. Der späteste Zeitpunkt erfolgreicher Parasitierung war der 21. Lebenstag bei $12,2^{\circ}\text{C}$ x 75 % rLF. Von 21 Versuchs-♀♀, die diese Lebensdauer überschritten, wurden noch 4 Wirtseier parasitiert, die zusammen 10 Parasitennachkommen enthielten.

Abb. 16 veranschaulicht den Zeitraum, in dem 50 %, 80 % und 100 % des Eivorrates der embryophagum-♀♀ unter Berücksichtigung der gestaffelten Versuchstemperaturen (und für 0-100 % rLF) abgelegt sind. Bei 35°C sind 50 % der Gesamteizahl bereits nach 0,5 Tagen abgesetzt, bei der optimalen Temperatur von 25°C nach 1,0-1,5 Tagen und im Pejus von 12°C nach 2,0-2,5 Tagen. 80 %-ige Eiablage wird bei 35°C schon nach 1,0, bei 25°C nach 3,0-3,5 Tagen und bei 12°C nach 6,0-6,5 Tagen erreicht. Die später abgelegten Parasiteneier verteilen sich über eine vergleichsweise lange Zeitspanne und fallen für einen Erfolg natürlicher oder künstlicher Parasitierung nicht mehr ins Gewicht. Die vorstehenden Daten sind folglich für die Praxis von Massenzuchten von Wichtigkeit, was hier nur angedeutet werden kann.

In Abb. 17 sind die Tage der letzten Eiablage und jene, bei denen 80 % des Eivorrates abgesetzt worden sind, im Verhältnis zur Lebensdauer der Versuchs-♀♀ in Form von Säulendiagrammen dargestellt, wobei die rLF-Stufen von 0-100 % ebenfalls zusammengefaßt wurden.

Die durchschnittliche Lebensdauer im Temperaturbereich von 12° - 29°C beträgt jeweils rund die Hälfte der maximalen Lebensdauer. Über 29°C beträgt sie $\frac{1}{3}$ dieser Zeit. Abgeschlossen ist die Bestiftungstätigkeit der ♀♀ in mittleren Temperaturen nach etwa $\frac{2}{3}$ der längsten Lebensdauer. Unter extremen Temperaturen sind die ♀♀ schon nach wesentlich kürzerer Zeit

unfähig, Eier abzulegen.

Um den Einfluß konstanter TF-Bedingungen auf die präimaginale Entwicklung des Eiparasiten getrennt von dem Einfluß auf die Bestiftung studieren zu können, wurden Spannereier in Überzahl unter Laborbedingungen (19-20° C) 24 Stunden lang von T.embryophagum mit Eiern belegt und anschließend unter 9 Temperaturstufen von 6,2°-35° C x 0-100 % rLF bis zum Schlüpfen der Nachkommen gehalten.

In einer entgegengesetzten Versuchsanordnung wurden andere Spannereier in 9 Temperaturstufen von 6,2° - 35° C und 7 Feuchtestufen von 0-100 % rLF während 25 Stunden bestiftet und anschließend bis zum Schlüpfen in Laborbedingungen (19 - 20° C) gebracht. Um Vergleiche mit anderen Versuchsreihen zu ermöglichen, wurden die Werte der 7 Feuchtestufen gemittelt. Jeder Einzelversuch wurde mit 5-10 ♀♀, denen die gleiche Zahl ♂♂ zugesetzt war, durchgeführt und zweimal wiederholt, wobei insgesamt 1400 ♀♀ Verwendung fanden. Von ihnen wurden 5300 parasitierte Spannereier bzw. 2100 geschlüpfte Nachkommen erzielt. Die Ergebnisse beider Versuchsreihen zeigen Tab. 9 a) + b) und Abb. 18. Sie enthalten pro Versuchs-♀ die Anzahl (Mittel) parasitierter (= schwarz verfärbter) Spannereier und den ungeschlüpfen und geschlüpfen Anteil derselben.

Tabelle 9. Parasitierungshöhe und Schlüpfanteil bei a) Parasitierung in 19° C und Entwicklung in Temperaturen von 6,2-35° C und b) Parasitierung unter 6,2-35° C und Entwicklung in 19° C.
(Ges. = Gesamtparasitierung, g. = geschlüpft)

°C	a) par.Eier Nachkomm.				b) par.Eier Nachkomm.			
	Ges.	g.	Ges.	g.	Ges.	g.	Ges.	g.
6,2	-	-	-	-	0,1	-	0,3	-
12,1	5,5	-	16,1	-	1,5	0,5	4,1	1,3
16,3	6,2	0,6	19,8	2,0	5,4	1,8	13,2	4,6
18,9	5,3	0,9	17,0	2,9	5,7	2,5	15,3	6,7
21,5	5,2	1,1	19,1	4,0	5,7	2,3	16,2	7,1
25,2	6,2	1,6	20,8	5,4	5,9	2,6	16,9	7,8
28,7	5,3	1,9	16,1	4,4	6,4	2,2	17,9	6,3
31,2	4,6	0,5	15,7	1,5	4,2	1,5	11,1	3,8
35,0	2,1	0,2	7,1	0,5	2,1	0,7	4,9	1,6

Werden den Spannerwirtseier unter 19°C bestiftet, so ist bei Verteilung der Eier auf 9 verschiedene Temperaturstufen anzunehmen, daß ein annähernd gleichhoher Prozentsatz bestifteter Wirtseier auf jede Temperaturstufe entfällt. Eine genaue gleiche Zahl läßt sich nicht einsetzen, da 1 Tag nach dem Anstich nicht bestiftete von erfolgreich parasitierten Eiern äußerlich noch nicht zu unterscheiden sind. (Die Schwankungen der Parasitierungshöhe in Tab. 9 a) sind hierdurch und in den extrem hohen Temperaturen durch Temperatureinfluß zu erklären).

Es ergab sich zusammenfassend, daß der Einfluß der Temperatur auf die präimaginale Entwicklung erheblich ist. Erfolgt die Parasitierung und die Entwicklung unter 19°C (Abb. 15), so wurde eine Bestiftung pro Test-♀ von 5,8 Wirtseiern im Laufe des ersten Lebenstages und eine Nachkommenzahl von 15,7 Parasiten erzielt. Der Kurvenlauf beider Versuchsanordnungen in Abb. 18 weist auf eine etwa gleiche Zahl parasitierter Spanner-eier hin.

Bei Bestiftung unter 19°C und anschließender Entwicklung unter verschiedenen Temperaturen (Abb. 18 1) resultiert als optimaler Bereich für die präimaginale Entwicklung des Parasiten $19-29^{\circ}\text{C}$. Abb. 18 2) läßt erkennen, daß dieser Bereich auch für die Bestiftungstätigkeit der ♀♀ optimal ist.

In Entwicklungstemperaturen über 29°C geht die Nachkommenschaft je ♀ wesentlich zurück. Ein Teil derselben stirbt vor Erreichen des Vorpuppenstadiums ab.

Als untere Temperaturbegrenzung des Schlüpfens ergab Versuchsanordnung (1) den schon in anderem Zusammenhang ermittelten Wert von $14-15^{\circ}\text{C}$.

Die Versuchsreihe mit entgegengesetzter Anordnung (Bestiftung unter gestaffelten Temperaturen und präimaginale Entwicklung unter 19°C - Kurven 2) ergab als unteren Temperaturschwellenwert den für die Entwicklung bis zur Präpupa + Eiablage von $7,2^{\circ}\text{C}$. Doch zeigte sich, daß noch bei $6,2^{\circ}\text{C}$ vereinzelte Bestiftungserfolge (von 10 ♀♀ 1 parasitiertes Wirtsei!) erzielt

werden. Für gewöhnlich fallen die Imagines unter dieser Temperaturstufe jedoch in Kältestarre.

Erfolgte die Bestiftung in Temperaturen unter ca. $9,8^{\circ}\text{C}$ (= unterer Temperaturschwellenwert für die gesamte präimaginale Entwicklung), so schlüpfen nach anschließender Entwicklung in 19°C keine Wespen. Unterhalb dieser Temperatur bestiftete Wirtseier lassen die Parasiten nur noch bis zum Vorpuppenstadium entwickeln und dann in Diapause verharren.

Abb. 19 stellt den Prozentanteil geschlüpfter Nachkommen beider Versuchsreihen (Kurve a) und b)), sowie bei Bestiftung + Entwicklung unter gestaffelten Temperaturen (c) graphisch dar. Den weitesten Schlüpfbereich zeigen Parasiten-Nachkommen aus verschiedenen Bestiftungstemperaturen, die sich in einer vergleichsweise günstigen Temperatur von 19°C entwickeln.

3. E i n f l u ß w e c h s e l n d e r U m w e l t - f a k t o r e n a u f T. e m b r y o p h a g u m .

Zur Ergänzung der Versuchsreihen mit konstanten TF-Bedingungen wurden solche mit veränderlichen Temperaturen und Feuchtigkeiten durchgeführt.

In einem ersten Versuch wurden bei unterschiedlichen Temperaturen und gleichbleibender Feuchte von 72-79 % rLF 360 Parasiten-♀♀ angesetzt, die 1900 Wirtseier parasitierten und 1600 geschlüpfte Nachkommen lieferten. Nach Abschluß der Experimente wurden auch hier sämtliche parasitierten Spannereier geöffnet, um die Gesamtzahl abgelegter Parasitenembryonen zu ermitteln.

Die Versuchsanordnung war folgende: Eine unbestimmte Zahl von Spannereiern, die nicht älter waren als 6 Stunden, wurden von 6 ♀♀, denen 6 ♂♂ beigelegt waren, unter 24°C x 75 % rLF

während 24 Stunden bestiftet. Jeder Einzelversuch wurde 3-4-mal wiederholt, sodaß für jede Kombination die durchschnittliche Nachkommenproduktion von rund 20 Versuchs-⁰⁰~~77~~ ermittelt werden konnte. Die bestifteten Wirtseier wurden 1, 3, 6 und 10 Tage unter 24° C belassen und nach dieser Zeit unter 6,2° C bzw. 12,2° C x 75 % rLF gebracht, wo sie 1, 3, 6, 10, 20, 40, 60 oder 100 Tage verblieben. Darnach wurden sie wieder in optimale Bedingungen von 24° C zurückversetzt. Abb. 20 stellt die Ergebnisse dieser Versuchsreihe bei Wechsel zwischen 24° C und 6,2° C graphisch dar. Abb. 21 enthält die entsprechenden Daten beim Wechsel zwischen 24° C und 12,2° C. (Zum Glätten der Kurven wurde die Methode des gleitenden Durchschnitts angewandt, wobei anstelle der empirischen Daten die gleitenden Mittel über 3 Tage dargestellt sind; ALLEN 1957).

Die 4 Kurven der Abbildungen zeigen den Schlüpfverlauf nach 1, 3, 6 und 10 Tagen Aufenthalt der Wirtseier in optimaler Temperatur von 24° C zu Beginn des Versuches und anschließend, 1-100-tägigen Verbleib in 6,2° bzw. 12,2° C.

Als Vergleichszahl kann ein Schlüpfprozentsatz von ca. 50 % für Gesamtentwicklung in 24° C x 75 % rLF dienen.

Die Schlüpfprozente sind auch in diesem Versuch sehr ähnlich für Parasitennachkommen und für bestiftete Wirtseier, aus denen Wespen schlüpften. (In den Abb. sind letztere verzeichnet).

Bei 1-tägigem Anfangsaufenthalt bestifteter Wirtseier unter 24° C erhöht sich das Schlüpfprozent nach einem anschließenden Aufenthalt unter 6,2° C. Ein kurzer Verbleib solcher Eier (in denen sich die Parasiten auf dem Eistadium befinden) von 1 bis 3 Tagen unter dieser niederen Temperatur wirkt geradezu stimulierend. Bei längerem Aufenthalt von 5-20 Tagen unter 6,2° C wird das, für Daueraufenthalt unter 24° C übliche Schlüpfprozent von 50 % immer noch erreicht. Währt der Aufenthalt noch länger, steigt die Schlüpfkurve sogar wieder an und er-

reicht ihr Maximum mit 80 % geschlüpften Nachkommen nach 60-tägigem Verbleib und anschließender Überführung nach 24° C. Verbleiben bestiftete Spannereier noch länger unter 6,2° C, so sinkt die Schlüpfkurve wieder ab. Bei geradliniger Weiterführung der Kurve würde theoretisch jedoch erst nach 250-300 Tagen Aufenthalt unter 6,2° C das Schlüpfen ganz ausfallen. Bei Temperaturen von etwa 6° C entwickelt sich der Embryo von T.embryophagum nicht weiter und das Vorpuppenstadium wird nicht erreicht.

Anders bei Überführung von 1 Tag alten, bestifteten Spanner-eiern aus 24° C, in denen sich der Parasit im Eistadium befindet, in eine höhere Temperatur von 12,2° C (Abb. 21). Hier wird nach weiteren rund 16 Tagen Entwicklung das Vorpuppenstadium erreicht. Der Übergang zur Präpupa hemmt das Schlüpfen nach Rückführung in 24° C, wenn die Entwicklung 3-20 Tage unter 12,2° C verlief. Ist das Vorpuppenstadium erreicht, steigt das Schlüpfprozent wieder an. Der Höhepunkt mit ca. 65 % geschlüpften Eiern liegt bei 60-tägigem Aufenthalt unter 12,2° C. Auch hier würde bei theoretischer, geradliniger Fortführung der Kurve die 0 %-Schlüpfgrenze erst nach 250-tägigem Aufenthalt in 12,2° C erreicht sein.

Ganz anders verhalten sich die Schlüpfprozentkurven, wenn die Wirtseier nach 3- und 6-tägigem Aufenthalt unter 24° C nach 6,2° bzw. 12,2° C überführt werden. Im ersten Falle ist das Larvenstadium, im zweiten das Vorpuppenstadium des Parasiten erreicht.

Nach Überführung in 6,2° C geht der Parasit in Diapause über. Der Schlüpfprocentsatz liegt mit ca. 20 % zunächst weit unter dem normalen Schlüpfprozent von 50 % für die Entwicklung im Spannerai unter Daueraufenthalt in 24° C. Nach 3-40 Tagen Verbleib bestifteter Eier in 6,2° C wird das Diapausestadium so vollständig, daß die Parasiten nach Zurückführung in 24° C nur sehr vereinzelt oder gar nicht schlüpfen. Erst nach Aufenthalt von mindestens 40 Tagen kann bei 6 Tage vorentwickelten Wirtseiern die Diapause unterbrochen werden. Bei Eiern,

die 3 Tage unter Einwirkung von 24°C gestanden hatten und darnach in $6,2^{\circ}\text{C}$ verbracht wurden, tritt die Diapause intensiver auf. Die Schlüpfkurve steigt hier bereits nach 20-tägigem Aufenthalt wieder an. Der Übergang vom Larven- zum Vorpuppenstadium (Diapause) in der tiefen Temperatur erhöht die Mortalität aber so, daß nach Unterbrechung der Diapause als höchstes Schlüpfprozent nur etwa 65 % nach 100-tägigem Aufenthalt unter $6,2^{\circ}\text{C}$ resultiert.

6 Tage alte, in 24°C vorentwickelte Eier, in denen das Präpupastadium des Parasiten schon eingetreten ist oder die Entwicklung kurz vor diesem steht, erreichen nach 100-tägiger Einwirkung von $6,2^{\circ}\text{C}$ und anschließender Restentwicklung in 24°C ein nahezu 100 %-iges Schlüpfen der Nachkommen. Aus überwinterten Massenzuchten - die sich im Rahmen dieser Versuchsserie leider nicht zahlenmäßig festhalten ließen - konnte entnommen werden, dass auch nach 200-tägigem Aufenthalt in $6,2^{\circ}\text{C}$ dieses Schlüpfprozent kaum vermindert wird. Selbst nach mehr als einjährigem Verbleib unter $6,2^{\circ}\text{C}$ wurden noch reichlich geschlüpfte Imagines beobachtet.

Ein Aufenthalt bestifteter Wirtseier, auf die 3 oder 6 Tage lang 24°C einwirkte, unter 12°C ist demgegenüber wesentlich ungünstiger. 3 Tage alte (im Larvenstadium des Parasiten befindliche) Eier erreichen in $12,2^{\circ}\text{C}$ nach etwa 8 Tagen das Vorpuppenstadium. Unterbricht man die Diapause oder ihre Vorbereitung nach 1-8 Tagen, so schlüpft unter 24°C nur ein sehr geringer Prozentsatz von rund 10 % der Nachkommen. Alle übrigen sind in Diapause übergegangen. Nach über 8-tägigem Aufenthalt in $12,2^{\circ}\text{C}$ steigt die Schlüpfkurve wieder an. Jedoch auch im Höhepunkt nach 60 Tagen Verbleib unter $12,2^{\circ}\text{C}$ schlüpfen nur 35 % der Gesamtnachkommen. Die vergleichsweise hohe Temperatur tötet also einen größeren Teil der Diapause-Vorpuppen ab. Theoretisch ergibt eine geradlinige Fortsetzung der Kurve, daß auch hier erst nach 250-tägigem Aufenthalt unter $12,2^{\circ}\text{C}$ alle Parasiten abgetötet sind.

Bei Überführung von 6 Tage alten, in 24°C vorentwickelten, bestifteten Spannerseier in $12,2^{\circ}\text{C}$ erfolgt nach 8-tägigem Verbleib und anschließender Restentwicklung in 24°C nur ein 10 %-iges Schlüpfen. Zwischen 8 und 40 Tagen Aufenthalt sinkt das Schlüpfprozent auf 0 % ab und erst nach 40 Tagen kann die Diapause erfolgreich unterbrochen werden. Der Höhepunkt des Schlüpfens tritt nach 100-tägigem Aufenthalt mit ca. 55 % geschlüpfen Imagines ein.

Verwendet man 10 Tage lang bei 24°C vorentwickelte, bestiftete Eier, verhält sich das Schlüpfen wieder völlig anders. Die Eiparasiten befinden sich bei der Überführung in die tiefe Temperatur jetzt im Puppenstadium, das gegen solche Temperatur empfindlich ist und sich unterhalb $14-15^{\circ}\text{C}$ nicht mehr weiter entwickelt.

Bereits nach 1-tägigem, anschließenden Aufenthalt unter $6,2^{\circ}\text{C}$ erreicht das Schlüpfen nur noch 30 % der Gesamtzahl bestifteter (= schwarz verfärbter) Wirtseier. Noch längerer Aufenthalt erhöht die Sterblichkeit weiter, doch schlüpfen selbst nach 100-tägigem Aufenthalt noch rund 15 %.

Ein anschließender Aufenthalt unter $12,2^{\circ}\text{C}$ (nach 10-tägiger Vorentwicklung unter 24°C) betrifft das Puppenstadium noch härter. Die Schlüpfkurve bewegt sich nach 1-60-tägiger Einwirkung von $12,2^{\circ}\text{C}$ um 15 %.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß $6,2^{\circ}\text{C}$ als Überwinterungs- oder Aufbewahrungstemperatur im Labor für T.embryo-phagum im Ei- oder im Vorpuppenstadium gut geeignet ist, für letzteres vor allem, wenn die parasitierten Eier erst bei Eintritt der Schwarzfärbung in diese Temperatur überführt werden. Verbleiben solche Spannerwirtseier 100-200 Tage unter den Bedingungen von $6,2^{\circ}\text{C}$, kann mit einem nahezu 100 %-igen Schlüpfen der enthaltenen Parasiten gerechnet werden. (Im Gegensatz hierzu stellte QUEDNAU (1957) für T.cacoeciae am Mehlmottenei fest, daß eine Überführung der Parasiten im Larvenstadium nach tiefen Temperaturen und der allmähliche Über-

gang zur Diapause bessere Ergebnisse lieferte, als dies bei Überführung zu Beginn des Präpupastadiums selbst der Fall ist).

Sind die Parasiten in ihrer Entwicklung schon über das Vorpuppenstadium (oder den Anfang desselben) hinaus, eignen die sich nicht mehr zu einer Überwinterung bzw. Aufbewahrung. Eine Temperatur von $12,2^{\circ}$ C ist sowohl zur Aufbewahrung über kürzere oder längere Zeit ungeeignet.

4. Zur Diapause und Überwinterung von T. embryophagum.

Es wurde beobachtet, daß auch in Wirtseiern, die von T. embryophagum bestitet waren, und in denen die präimaginale Entwicklung der Parasiten bei Temperaturen über $14-15^{\circ}$ C (= unterer Temperaturschwellenwert für das Schlüpfen) verlaufen war, ein größerer oder geringerer Teil der Embryonen in Diapause auf dem Vorpuppenstadium überging. Derartige Spannereier entließen aber späterhin noch Trichogramma-Imagines, wenn die Eier nach Abschluß der Versuche (wie sie Abb. 13 bietet) vorübergehend längere Zeit tiefen Temperaturen ausgesetzt wurden. Bei den Versuchen zu Abb. 13 waren die bestiteten Spannereier unter konstanten TF-Bedingungen über die doppelte normale Entwicklungsdauer (bis zum Schlüpftermin) hinaus unter Temperaturen oberhalb $14-15^{\circ}$ C gehalten worden. Die Erscheinung erinnert an ein "Überliegen". Zu ihrer Aufhellung wurden die folgenden Untersuchungen vorgenommen.

Parasitierte Spannereier aus sämtlichen Temperaturstufen (vgl. Abb. 13), aus denen die Parasiten zum Teil geschlüpft waren, wurden auf 4 Temperaturstufen von $0-13,9^{\circ}$ C verteilt. Die Feuchte betrug für alle Herkünfte 72-79 % rLF. Auch die "Überwinterungs"-Temperaturen wurden mit dieser rLF kombiniert. Nach der

künstlichen "Überwinterung" wurden die Parasiten in Zimmertemperatur von 19-20° C zum Schlüpfen gebracht. Das Schlüpfprozent nach der "Überwinterung" addiert mit dem vor dieser ergab das Gesamtschlüpfprozent. Tab. 10 zeigt die empirischen Werte und Abb. 22 gibt die entsprechende graphische Darstellung. Um die Wirkung der ursprünglichen Entwicklungstemperatur zwischen 6,2° C und 35° C herauszustellen, wurden die 4 "Überwinterungs"-Temperaturen zu einem Wert zusammengefaßt. Die parasitierten Spannereier waren 210 Tage den konstanten, tiefen Temperaturen ausgesetzt worden.

Der ungeschlüpfte Rest von Parasiten, der nach der ursprünglichen Versuchsanlage bzw. nach der "Überwinterung" noch nicht geschlüpft war, stellt die "reine" Sterblichkeit unter den Verhältnissen des Gesamtversuches dar.

Unter- und oberhalb der optimalen Herkunfts-Temperatur von 24-25° C steigt die "reine" Sterblichkeit an. Unterhalb 25° C ist die Mortalität der Parasitennachkommen höher als die der Zahl parasitierter Wirtseier, aus denen keine Parasiten schlüpfen. Dies dürfte damit zusammenhängen, daß Wirtseiern, aus denen vor dem Überwinterungsversuch Trichogrammen geschlüpft waren, zurückgebliebene Individuen bei Überführung in die tiefere Temperatur stärker den ungünstigen Einflüssen ausgesetzt sind und leichter verjauchen oder vertrocknen als jene in Wirtseiern mit noch unverletzter, schützender Eihülle.

Tabelle 10. Schlüpfprozente von Spannereiern aus 12,2-35° C x 75 % rLF Entwicklungsbedingungen vor (a) und nach (b) "Überwinterung" in 0-14° C x 75 % rLF.
c = Gesamtschlüpfprozent, d = "reine" Sterblichkeit.

°C	parasitierte Eier				Nachkommen			
	a)	b)	c)	d)	a)	b)	c)	d)
12,2	-	69,3	69,3	30,7	-	54,6	54,6	45,4
16,3	12,4	70,2	82,6	17,4	8,6	48,6	57,2	42,8
18,9	16,0	65,8	81,2	18,8	15,6	51,3	66,9	33,1
21,5	21,3	62,8	84,1	15,9	27,9	57,8	85,7	14,3
25,2	58,2	29,8	88,0	12,0	61,9	26,3	88,2	11,8
28,7	45,8	18,8	64,6	35,4	49,1	18,7	67,8	32,2
31,2	60,7	-	60,7	39,3	69,8	-	69,8	30,2
35,0	16,3	-	16,3	83,7	16,4	-	16,4	83,6

In einem anderen Zusammenhange wurde aber festgestellt, daß aus den Wirtseiern entnommene, unverletzte Vorpuppen und Puppen unter günstigen TF-Bedingungen stets normale Wespen liefern. Lediglich bei herauspräparierten Larven kommt es bei freier Weiterzucht zu Kümmerformen, was mit dem Ausfall der Ernährungsmöglichkeit zusammenhängt. Ähnlich äußert sich QUEDNAU (1957).

Bei Verwendung von 90-100 % rLF x 24-25° C nach der "Überwinterung" hätte sich vermutlich bei diesem Versuch für das Schlüpfen ein noch günstigeres Verhältnis ergeben. Doch kann Abb. 22 zur Ermittlung der "reinen" Sterblichkeit herangezogen werden. Lag zum Beispiel der Prozentsatz ungeschlüpfter Nachkommen vor der "Überwinterung" (Kurve a) bei 24-31° C um 40-50 %, so zeigt sich nach der "Überwinterung", daß die "reine" Sterblichkeit nur noch bei 15-20 % liegt.

Die höchsten Werte der Schlüpfkurve nach der "Überwinterung", wenn bereits vorher Trichogrammen geschlüpft waren, liegen mit 60-70 % bei Temperatur-Herkünften aus 13-21° C. Doch sind selbst bei Temperatur-Herkünften aus rund 30° C noch schlüpfende Wespen zu erwarten.

Ein Teil der in Spannerereiern enthaltenen T.embryophagum- Nachkommen geht also schon bei relativ hohen Temperaturen in Diapause über und nicht erst bei Kältegraden unter 14-15° C, sodaß tatsächlich ein "Überliegen" erfolgt. Die Ursachen hierfür sind unklar. In der Literatur wurde nur von MARCHAL (1936) auf eine derartige Diapause hingewiesen, die durch den Wirt hervorgerufen wird, und die er " endogen " nennt.

Zur Erhärtung dieser Tatsache und der in Abb. 22 niedergelegten Versuchsergebnisse wurde ein Teil der Eier vor Versuchs-ende geöffnet, um das jeweilige Entwicklungsstadium festzustellen. Es wurden Spannererier geöffnet

1) nach der doppelten der normalen Schlüpfzeit unter den be-

treffenden Anfangsbedingungen der Versuche ($12,2^{\circ} - 35^{\circ}$ C x 72-79 % rLF);

- 2) nach der 7-monatigen "Überwinterung" und
- 3) nach der doppelten, sich in $19-20^{\circ}$ C x 75 % rLF anschließenden Schlüpfzeit.

Die Ergebnisse sind in Tab. 11 dargestellt. Es zeigt sich, daß zumeist Vorpuppen in den Wirtseiern enthalten sind. Nur über $21,5^{\circ}$ geht anfänglich und unterhalb 16° C nach der "Überwinterung" in der Schlüpftemperatur $19-20^{\circ}$ C ein sehr geringer Prozentsatz während der Entwicklung von Puppe bzw. fertig ausgebildeter Imago zu Grunde.

Tabelle 11. Parasitenstadien in Spannereiern nach der Entwicklungsperiode in $10,5-35^{\circ}$ C (1), nach 7-monatiger "Überwinterung" in $0-14^{\circ}$ C (2) und nach folgender Schlüpfperiode in $19-20^{\circ}$ C (3). (in 75 % rLF).

$^{\circ}$ C	10,5-12,2	14,7-16,3	18,9	21,5-28,7	31,2-35,0
1)	Vpp	Vpp	Vpp	L, Vpp, P, I	Vpp, P, I
2)	Vpp	Vpp	Vpp	L, Vpp, P, I	Vpp, P, I
3)	Vpp, P, I	Vpp, P, I	Vpp	L, Vpp, P, I	Vpp, P, I .

Die Neigung zum Verharren im Vorpuppenstadium bzw. zum Übergehen in die Diapause wird durch extreme Feuchtigkeit in allen Temperaturen der Herkunft wesentlich gefördert.

Um diese Wirkung der Herkunfts-Feuchtigkeit auf die "Überwinterung" festzustellen, wurde ein Versuch angesetzt, zu dem parasitierte Spannereier verwendet wurden, die in 19° C be-
stiftet worden waren und sich in Temperaturen zwischen $12,2^{\circ} - 35^{\circ}$ C und Feuchtigkeiten zwischen 0-100 % entwickelt hatten. Tab. 13 gibt die empirischen Daten und Abb. 23 die graphische Darstellung für diesen Versuch wieder. Dabei wurden die rLF-Stufen der Herkunfts-Feuchte von 0-100 % zu einem Wert gemittelt; trotzdem ist die "reine" Sterblichkeit zu Ende des Gesamtversuchs vergleichsweise gering.

Die Zeitdauer der einzelnen Versuchsabschnitte war folgende:

Bestiftung:	25.-27.6.57	
in 6,2° C verbracht:	9.8.57	45 Tage
in 23° C verbracht:	5.3.58	208 Tage
Versuchsende: (=Öffnen der Eier)	19.4.58	<u>45 Tage</u>
		298 Tage

Tabelle 13. Schlüpfprozente in 19-20° C parasitierter und in 12,2-35° C x 0-100 % rLF. entwickelter Spanner-eier vor (a) und nach (b) "Überwinterung" in 6,2° C x 75 % rLF. (c = Gesamtschlüpfprozent, d = "reine" Sterblichkeit).

°C	parasitierte Eier				Nachkommen			
	a)	b)	c)	d)	a)	b)	c)	d)
12,2	-	69,3	69,3	30,7	-	53,8	53,8	46,2
16,3	10,1	81,9	92,0	8,0	10,1	81,5	91,6	8,4
21,5	21,5	68,3	89,8	10,2	21,1	68,1	89,2	10,8
25,2	26,2	37,5	63,7	36,3	25,9	35,3	61,2	58,8
28,9	35,9	14,7	50,6	49,4	27,3	13,8	41,1	58,9
31,2	11,8	-	11,8	88,2	9,6	-	9,6	90,4
35,0	8,3	-	8,3	91,7	6,5	-	6,5	93,5

Der Scheitel der endgültigen Schlüpfkurve liegt um 19° C (Abb. 23 c) im Gegensatz zu 28° C bei der ursprünglichen Versuchsanlage (a). Die günstigere Schlüpftemperatur (23° C) nach der "Überwinterung" und die bessere "Überwinterung"-Temperatur selbst, die + 6° C betrug, bewirken, daß insgesamt 95 % der Nachkommen aus den Herkunfts-Temperaturen von 16 - 21° C schlüpften. Im Vergleich zu Abb. 22 ist zu ersehen, daß das ungleich geringere Schlüpfverhältnis vor der "Überwinterung", das sich hier vor allem durch die Mitwirkung der ungünstigen Feuchtigkeiten ergab, durch eine vorteilhafte "Überwinterung" ausgeglichen werden kann.

Daß bei Verwendung konstanter Temperaturen unter Laborbedingungen, wie sie für Massenzuchten in Frage kommen, zur längeren Frischhaltung lebenden Puppenmaterials ca. + 6° C am günstigsten sind, zeigt folgende Versuchserfahrung: Parasitierte Spanner-Wirtseier, in denen die präimaginale Entwicklung der

Parasiten unter 21,5°; 25,2° und 28,7° C abgelaufen war (in welchen Temperaturen sie bis zur doppelten der normalen Schlupfzeit verblieben), wurden bei 0°; 6,2°; 13,9° und 16,3° C (verbunden mit 72-79 % rLF) 200 - 220 Tage "überwintert" und dann in 19-20° C (Zimmertemperatur) zur Weiterentwicklung gebracht. Tab. 14 veranschaulicht die Schlüpfergebnisse.

Tabelle 14. Schlüpfprozente parasitierter Spanner Eier aus 21,5°; 25,2°; 28,7° C, die in 16,3° (1); 13,9° (2); 6,2° (3) oder 0° (4) x 75 % rLF "überwinterten" und darnach in 19-20° C schlüpften. a) = Schlüpfprozent vor, b) = Schlüpfprozent nach "Überwinterung", c) = Gesamtschlüpfprozent, d) = "reine" Mortalität.

°C	parasitierte Eier				Nachkommen			
	a)	b)	c)	d)	a)	b)	c)	d)
21,5	1) 22,9	0,0	22,9	77,1	28,0	0,0	28,0	72,0
	2) 22,9	33,9	56,8	43,2	28,0	25,1	53,1	36,9
	3) 22,9	68,3	91,2	8,8	28,0	68,2	96,2	3,8
	4) 22,9	40,6	63,5	36,5	28,0	37,3	65,3	34,7
25,2	1) 46,0	0,0	46,0	54,0	50,6	0,0	50,6	49,4
	2) 46,0	11,4	57,4	42,6	50,6	6,2	58,8	41,2
	3) 46,0	37,5	83,5	26,5	50,6	35,3	85,9	14,1
	4) 46,0	34,2	80,2	19,8	50,6	30,9	81,5	18,5
28,7	1) 37,3	0,0	37,3	62,7	43,8	0,0	43,8	56,2
	2) 37,3	7,5	44,8	55,2	43,8	6,1	49,9	50,1
	3) 37,3	14,7	52,0	48,0	43,8	13,8	57,6	42,4
	4) 37,3	12,8	50,1	49,9	43,8	10,4	54,2	45,8

Bei der als "Überwinterungs"-Temperatur vergleichsweise sehr hohen Stufe von 16,3° C ist der Parasitenbesatz nach der "Überwinterung" abgestorben. Für die 3 anderen Temperaturstufen ergeben sich die höchsten zusätzlichen Schlüpfquoten nach der Diapause-temperatur von 6,2° C. Für die Temperatur-Herkunft aus 25,2° C ist auch "Überwinterung" in 0° C fördernd. Ungünstig ist auch eine Überführung nach 13,9° C. Die "reine" Sterblichkeit liegt hier zwischen 40 und 50 %.

Beläst man demgegenüber Spanner-Wirtseier, die unter 16,3° C oder 12,2° C x 75 % rLF bestiftet und vorentwickelt wurden, während 300 Tagen unter denselben TF-Kombinationen, so schlüpfen

zwar in $16,3^{\circ}\text{C}$ nach der ersten normalen Entwicklungsperiode 12,4 % der Gesamthachkommen (in $12,2^{\circ}\text{C}$ 0 %), alle übrigen Parasiten gehen jedoch in Diapause über und schlüpfen zu einem sehr hohen Prozentsatz nach Überführung in höhere Temperaturen. Tab. 15 zeigt die Schlüpfsergebnisse nach 300-tägigem Aufenthalt unter konstant $16,3^{\circ}$ bzw. $12,2^{\circ}\text{C}$ nach Überführung in 23°C .

Bemerkenswert ist, daß bei der Temperatur-Herkunft aus $16,3^{\circ}$ innerhalb 3 Stunden nach der Überführung in 23°C bereits rund 15 % aller noch schlüpf-fähigen Imagines die Wirtshüllen verlassen. Diese Individuen hatten sich demnach bis zum Imaginalstadium weiterentwickelt und hatten in diesem Zustand verharret. Erst nach 3-tägiger Pause setzt dann wieder Schlüpfen ein, das nach weiteren 7 Tagen seinen Höhepunkt erreicht und bis zum 28. Tag abklingt. Eine nochmalige Rückführung für 15 Tage unter 6°C führt nach diesem Zeitpunkt zu keinem weiteren Schlüpfsergebnis.

Tabelle 15. Schlüpfprozent nach Bestiftung und 300-tägigem Aufenthalt in $16,3^{\circ}$ bzw. $12,2^{\circ}\text{C}$ x 75 % rLF.
(a - d wie in Tab. 14).

$^{\circ}\text{C}$	parasitierte Eier				Nachkommen			
	a)	b)	c)	d)	a)	b)	c)	d)
16,3	12,4	66,2	78,6	21,4	8,6	41,4	50,0	50,0
12,2	0,0	69,3	69,3	30,7	0,0	54,6	54,6	45,4

Die Blunck'sche Temperatursummenregel ergibt eine Zeitspanne von 5 Tagen für die Entwicklung vom Vorpuppen- zum Imaginalstadium (= Schlüpfen) in 23°C . Die obige Versuchsreihe zeigt jedoch, daß die Diapause nach dem Verbringen aus der tiefen in die höhere Temperaturstufe nur allmählich aufgehoben wird. Dieser Vorgang verläuft nicht nach der Hyperbelgleichung. Bei Eiern, die aus $12,2^{\circ}\text{C}$ stammten, die dort parasitiert waren und in Diapause gingen, schlüpfen anschließend in 23°C am ersten Tag nur 4 % aller noch schlüpf-fähigen Imagines. Das eigentliche Schlüpfen setzte erst nach 4 Tagen ein, erreichte seinen Höhepunkt nach 6-8 Tagen und kam mit dem 14. Tag zum

Erlöschen. Die Diapause wurde in diesem Falle schneller aufgehoben. Der Schlüpfintervall nähert sich dem Hyperbelwert von 5 Tagen.

Bei Wirtseiern, die aus höheren Temperaturen als der "Überwinterungs"-Temperaturen stammten, verhält sich die Entwicklungsdauer der Parasiten nach der Diapause ähnlich.

Eier aus $13,9^{\circ}\text{C}$ Diapause-Temperatur, die ihre Vorentwicklung über die doppelte der normalen Schlüpfzeit unter verschiedenen höheren Temperaturen durchlaufen hatten, entließen ebenfalls am 1. Tag einige Wespen. Das Hauptschlüpfen begann jedoch nach 3 Tagen, erreichte nach 6-8 Tagen den Höhepunkt und war nach 14 Tagen beendet.

Stammten die Wirtseier aus 0°C "Überwinterungs"-Temperatur, erfolgte das Schlüpfen der ersten Wespen erst nach 5 Tagen, der Höhepunkt lag bei 6-7 Tagen und das Ende der Schlüpfzeit nach 9 Tagen.

Am raschesten wird die Diapause aufgehoben bei Parasiten, die aus der "Überwinterungs"-Temperatur von $6,2^{\circ}\text{C}$ stammen. Diese ist folglich auch demnach die optimale Überwinterungstemperatur und die bestgeeignete für die Lebendkonservierung der Wespen.

Werden die Parasiten in den Wirtseiern nach der "Überwinterung" Wechsel-Temperaturen zwischen 23° und 0°C ausgesetzt, so bewirkt dies bei 24-stündigem Wechsel eine weitere Verzögerung des Schlüpfens bzw. eine Fortsetzung der Diapause.

Bei vorgenannten Versuchen zur Diapause und Winterruhe unter Temperaturen von 0° - $16,3^{\circ}\text{C}$ wurden 72-79 % rLF verwendet, da sich in Vergleichsversuchen mit anderen rLF-Graden als günstigster Feuchtigkeitsbereich für die Überwinterung 72-90 % rLF herausstellte. Die Wirtseier bleiben hier äußerlich unverändert. Die in ihnen enthaltenen Parasiten - meist im Vorpuppenstadium - erfahren keine Schädigung und schlüpfen normal. Gesättigte Luftfeuchtigkeit (100 %) führt äußerlich zum Ver-

schimmeln der Wirtseier, ohne jedoch das Schlüpfprozent merklich zu vermindern. Nur in Wirtseiern, aus denen vor der "Überwinterung" Parasiten geschlüpft waren, setzt sich die Schimmelbildung bis ins Eiinnere fort und kann zum Absterben darin noch enthaltener Parasiten führen. Niedere rLF von 30 % führt weitgehend zum Vertrocknen der Wirtseier samt Parasiteninhalt. Das Schlüpfprozent nach einer "Überwinterung" unter diesen Bedingungen ist sehr gering.

5. Einfluß von Licht und Ei- legeform auf die Nachkommen- produktion.

Zur Feststellung des Lichteinflusses auf die Nachkommenerzeugung von T.embryophagum wurden folgende, orientierende Versuche mit B.piniarius-Eiern durchgeführt. Jeweils 50, in Reihen angeordnete Spannereier wurden unter abgestuften Belichtungsverhältnissen 48 Stunden lang 6 Trichogramma-♀♀ vorgesetzt und jede Versuchsanordnung 3-4-mal wiederholt. Nach der 2-tägigen Bestiftungsmöglichkeit kamen alle Einzelversuche unter gleiche Entwicklungs- und Schlüpfbedingungen von Zimmertemperatur und diffusem Tageslicht. Temperatur und rLF betrug bei diesen Versuchen 19°C x 75 % rLF. Die abgestuften Belichtungsverhältnisse wurden wie folgt gewählt:

- 1) diffuses Tageslicht (10 Std.) x Dunkelheit (14 Std.);
- 2) 12 Std. Belichtung mit einer 40 Watt-Neon-Leuchtstoffröhre in einer Entfernung von 20 cm (ohne Temperaturerhöhung) x 12 Std. Dunkelheit;
- 3) völliger Lichtausschluß durch Verbringen der Zuchtgläser in eine Pappschachtel, die zusätzlich mit schwarzem Tuch verhüllt wurde.

Tab. 16 enthält die Anzahl je ♀ parasitierter Wirtseier bzw.

Parasitennachkommen und deren Schlüpfprozente. Vergleichsweise sind die Ergebnisse bei 48-stündiger Parasitierung unter diffuser Tagesbelichtung bei 24° C hinzugefügt (bei sonst gleicher Versuchsanordnung).

Die im Vergleich zum diffusen Tageslicht intensivere Helligkeit des Neonlichtes bewirkt eine wesentliche Erhöhung der Bestiftungstätigkeit. Die Anzahl parasitierter Wirtseier je ♀ liegt bei Neonbelichtung über der Anzahl unter 24° C bei diffusem Tageslicht bestifteter Eier. Bei vollem Lichtabschluß ist die Bestiftung gering, obwohl im Hinblick auf die engen Raumverhältnisse der Versuchsgläschen ein Auffinden der Wirtseier durch blindes Umherlaufen der Wespen durchaus möglich gewesen wäre.

Tabelle 16. Bestiftungshöhe je ♀ , Schlüpfprozent und Parasitengehalt je Spanneri bei 19-20° C x 75 % rLF und verschiedener Belichtung.

°C		paras.Eier par. %geschl.	Nachkommen par. %geschl.	Tr/Ei
19-20	Normallicht	8,2 20,3	28,0 20,6	3,4
19-20	Neonlicht	11,8 37,7	41,6 39,3	3,5
19-20	ohne Licht	0,8 28,2	3,0 26,0	3,9
24	Normallicht	11,2 33,0	37,6 36,4	3,4

Die Nachkommenzahl je Wirtsei erreicht jedoch bei Lichtauschluß während des Bestiftungsvorganges mit 3,9 Parasiten je Spanneri den höchsten Wert. Die ♀♀ belegen somit, wenn sie bei Dunkelheit ein Wirtsei gefunden haben, bzw. sich zur Eiablage entschlossen haben, dieses mit mehr Eiern als bei Helligkeit. Zwischen Neon- und diffuser Tagesbelichtung ergab sich im übrigen kein eindeutiger Unterschied der Nachkommenzahl je Wirtsei.

Das Schlüpfprozent der Nachkommenschaft wird durch 2-mal 12-stündige Neonbelichtung während der Bestiftungszeit gegenüber diffuser Tagesbelichtung gefördert. Es übertrifft sogar die Höhe des Schlüpfprozentes bei Bestiftung und Entwicklung in

24° C und normalem Tageslicht. Für die Bestiftung unter Lichtabschluß und diffuser Tagesbelichtung bei 19-20° C blieb das Schlüpfprozent gleich.

Eine weitere Beobachtung über den Einfluß des Lichtes auf den Bestiftungsvorgang wurde bei Massenzuchten in größeren Versuchsgläsern (S. 31) gemacht. Die Eikarten wurden hierbei nicht - wie sonst üblich - im unteren Teil der Zucht - gläser angebracht, sondern ein mit Spanneriern gleichmäßig übersätes Papier wurde zur Rolle gedreht so eingelegt, daß die Eier an den Wänden der Glastuben in gleicher Weise zur Bestiftung bereit standen. Die Versuche liefen im Thermostaten unter diffusen Lichtverhältnissen, und die Glasröhren wurden mit einer langen Wandseite zum Lichteinfall hin eingelegt. Die Haupteiablage der Parasiten-♀♀ erfolgte im unteren Teil der Zuchtglasröhre. Eine fast ebenso große Zahl von Parasitierungen kam aber auch im oberen Teil der Tuben zustande. Die Wirtseier an den Seitenwänden blieben hingegen von Bestiftungen fast völlig frei. Es macht sich hier die für Trichogramma bekannte positive Phototaxis auffallend bemerkbar.

Lag die Röhre mit ihrem unverkorkten Querschnittsende der Lichtquelle zugewandt, erfolgte die Eiablage verstärkt im lichtseitigen Abschnitt der Röhre. Stärkste Bestiftung war aber auch hier im unteren und eine fast ebenso hohe im oberen Teil der Röhre. Für die Fortpflanzungstätigkeit der T.embryo-phagum-♀♀ ist die positive Phototaxis von entscheidender Bedeutung.

Zur Feststellung der Bestiftungshöhe bei verschiedener Anordnung der Wirtseier wurden in folgender Versuchsreihe 6 Arten der Ei-Anordnung von Spanner gewählt:

- 1) Längsreihen mit 1-2 mm Zwischenraum der Reihen und je 12-15 Eiern;
- 2) Querreihen hintereinander mit 1-2 mm Zwischenraum und je 4-5 Eiern;

- 3) einzeln liegende Wirtseier mit 1-2 mm freiem Raum nach allen Seiten;
- 4) als "Eikuchen" dicht aneinander gelagerte Wirtseier;
- 5) in wirrer Lage, wie sie sich durch Bestreichen der Eikarte mit Tragantlösung und Bestreuen mit Spannereiern ergab;
- 6) unabgestreifte, auf den Nadeln in natürlicher Anordnung befindliche Wirtseier.

Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe dienten als Grundlage für die Art des Aufklebens von Spanner- und Euleneiern bei sämtlichen Untersuchungen dieser Arbeit.

Zur Durchführung der Versuche wurden je 30-80 Spannereier nach den Methoden 1)-6) aufgeklebt und in kleine Zuchtgläschen mit einer relativ gleichen Anzahl begatteter Trichogramma-♀♀ zusammengebracht. Die Bestiftungsdauer betrug 48 Stunden. Die Versuche liefen im diffusen Licht des Thermostaten bei 24° C x 75 % rLF. Nach Entfernen der Muttertiere erfolgte die Entwicklung und das Schlüpfen unter gleichen Bedingungen. Jeder Versuch wurde 15-mal wiederholt. Insgesamt gelangten 600 parasitierte Spannereier und 670 geschlüpfte Trichogrammen zur Beobachtung. Tab. 17 gibt die Anzahl bestifteter Spannereier bzw. abgelegter Parasiten, Schlüpfprozent der Nachkommen und Anzahl je Wirtsei abgelegter Nachkommen in Mittelwerten wieder.

Tabelle 17. Parasitierungshöhe (=ges.), Schlüpfprozent (= % g.) und Anzahl Trichogrammen je Wirtsei (Tr/Ei) bei verschiedener Eigelegeform (siehe S. 67).

Gelege- form	par.Eier ges. % g.	Nachkomm. ges. % g.	Tr/Ei
1)	11,2 42,0	37,6 36,4	3,4
2)	10,8 51,9	35,1 56,4	3,3
3)	9,2 43,5	31,0 42,5	3,4
4)	12,5 22,5	37,1 23,9	3,0
5)	11,1 30,1	35,6 28,1	3,2
6)	7,3 -	- -	-

natürliche Oberseite nach unten:

1)	9,7 34,5	31,1 35,4	3,2
5)	9,3 34,8	31,2 40,5	3,4

- = ohne Versuch

Die höchste Quote trichogrammierter Wirtseier ergab sich bei dichtgedrängter Wirtseilage (4). Reihenförmige oder regellose Anordnung zeigt fast ebenso hohe Bestiftung. Bei verstreuter Lage der Eier bleibt die Zahl bestifteter Wirtseier merklich niedriger.

Stoßen die Wirtseier aneinander, so gehen die Parasiten-♀♀ bei der Bestiftungstätigkeit sofort von einem Ei zum anderen über. Mechanische Reize scheinen dabei ausschlaggebend zu sein. Daß die Bestiftung bei Vorlage noch auf den Nadeln befindlicher Eier so gering ist, hängt wohl auch mit dem erschwerten Auffinden zusammen.

Werden Wirtseier verkehrt, also mit der natürlichen Oberseite nach unten aufgeklebt, so wird die Bestiftungshöhe kaum beeinflusst.

Die Zahl der je Spannereier abgelegten Embryonen ist in allen Fällen annähernd gleich hoch.

Der höchste Schlüpfprozentsatz wurde bei reihenförmig angeordneten Gelegen erzielt, wie sie den natürlichen Verhältnissen bei Spanner und Eule nahekommen. Wesentlich geringer ist der Schlüpfprozentsatz bei wirrer und bei sehr dichter Lage der Eier. Die schlüpfenden Wespen nagen ihre Schlüpflöcher meist seitlich aus und können daher aus aneinanderstossenden Eiern nicht so leicht entkommen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß kürzere Zeilen für das Spanner als Wirt von T.embryophagum am günstigsten sind. Nach ESCHERICH (1931) legt das Kiefernspanner-♀ gewöhnlich 5-12 Eier je Zeile ab. SCHWERTFEGER (1933) errechnete als Durchschnitt 7 Eier und betont, daß längere Zeilen (Max. etwa 30) häufig durch Lücken unterbrochen sind.

Für Massenzuchten empfiehlt sich eine ungeordnete Lage, wie sie durch Überstreuen tragant-befeuchteter Eikarten mit abgelösten Eiern erzielt wird, vorausgesetzt, daß die Eier nicht zu dicht liegen. (QUEDNAU's (1957) Stempelverfahren kommt hierfür in Frage, wenn mit Mehlmotteneiern gearbeitet wird).

III. T. embryophagum in Beziehung zum Kieferneulenei.

1) Zu Material und Methode.

Die Versuche über die Wirkung abiotischer Einflüsse auf T.embryophagum unter Verwendung von Eiern des natürlichen Wirtes Panolis flammea Schiff. als Brutmaterial konnten nur begrenzt im Sommer 1956 durchgeführt werden, da 1957 infolge der Großbekämpfungen ausreichendes Puppenmaterial für umfangreiche Versuche nicht zur Verfügung stand. Die Eulenspuppen wurden im April 1956 aus dem FA Schwabach/Mfr. bezogen, wo damals ein starkes Panolis-Auftreten vorlag (Mittel 4,5 / Max. 51,8 gesunde Puppen je qm - ZWÖLFER und KRUMP 1956). Das Ausgangsmaterial gehörte somit einer einheitlichen Population an. Anschließend wurden die Puppen in feuchtem Moos bis zum Schlüpfen unter Freilandbedingungen gehalten. Zur Erzielung von Eiblagen wurden je 4-6 geschlüpfte Eulen-♀♀ und ebensoviele ♂♂ in Zuchtkäfigen an Kiefernzweige gesetzt.

Zur Durchführung der Parasitenversuche wurden die Eier, wie schon beim Spanner beschrieben, von den Nadeln abgelöst, was hier wegen der dünneren Eischale etwas schwieriger war. Die Eikarten wurden in gleicher Größe und Anordnung der Wirtseier hergestellt wie dort.

Die Eigenart der Eiraupe der Eule nach dem Schlüpfen benachbarte Eier zu benagen, erforderte ein Entfernen nicht bestifteter Eier nach der Schwarzfärbung der parasitierten. Er - schwerend wirkte auch, daß die Eulen-Eiraupe und die T.embryophagum-Imagines etwa gleichzeitig schlüpfen.

2) Einfluß abiotischer Faktoren.

Die Lebensdauer mit Honigwasser gefütterter T.embryophagum-♀♀ bei Parasitierung an Euleneiern ist unter optimaler rLF von 72-79 % etwas, bei ungünstiger rLF wesentlich länger als bei Eiablage am Spannerei.

Abb. 24 zeigt die Mittelwerte der Lebensdauer unter 11 Versuchstemperaturen von $4,3^{\circ}$ - $30,4^{\circ}$ C und 4 rLF-Stufen zwischen 17 % und 95 % rLF (letztere zu 1 Wert gemittelt). Vergleichsweise sind auch die Verhältnisse bei Parasitierung an Spannereiern als Mittel für dieselben rLF-Stufen wiedergegeben. Die Daten für die Lebensdauer bei Gegenwart von Euleneiern beziehen sich auf das Verhalten von etwa 150 Trichogramma-♀♀, denen je 1 ♂ beigelegt war.

Unter sämtlichen Temperaturen ergab rLF von 72-79 % auch für das Zusammensein mit Euleneiern längste Lebenszeiten. Das Maximum lag bei etwa 12° C mit 27-28 Tagen (Max. 34 / Min. 19). Unter den Temperaturbedingungen der höchsten Nachkommenproduktion ($24-25^{\circ}$ C) betrug die Lebensdauer im Mittel 14 Tage (Max. 16 / Min. 9). Extrem niedere rLF verkürzte sie erheblich, jedoch relativ nicht so stark wie beim Spannerei, was in Abb. 24 zum Ausdruck kommt.

Für die ♂♂ des Eiparasiten ergaben sich dieselben Lebenszeiten wie bei den Spannerei-Versuchen. Der Einfluß der Artzugehörigkeit des Wirtes beruht also auf seiner unterschiedlichen Nährstoffzusammensetzung, da lediglich die ♀♀ beim Anstich austretende Safttropfen lecken.

Was die präimaginale Entwicklungsdauer des Parasiten im Eulenei anbetrifft, so entspricht sie ganz jener im Spannerei. Sie kann daher durch dieselbe Temperatursummenformel wiedergegeben werden, wie sie dort (S. 35) für die Gesamtentwicklung, die Entwicklung von der Eiablage bis zur Vorpuppe und von die-

ser bis zum Schlüpfen mitgeteilt wurde (Tab. 18).

Außerhalb des vitalen Temperaturbereiches ergaben sich auch hier geringe Verzögerungen bzw. Beschleunigungen der Entwicklung.

Tabelle 18. Entwicklungsdauer von *T.embryophagum* im Eulenei in Mitteln von 17-95 % rLF.

a) Gesamtentwicklungsdauer in Tagen.
(Parasitierung - Schlüpfen)

°C	6,2	10,8	12,5	15,1	16,4	18,8	21,0	22,0	24,9	28,9	30,4
Min.	-	-	-	35	32	21	16	14	12	10	9
Mittel	-	-	-	36,6	33,5	22,6	18,0	17,2	14,1	11,1	9,6
Max.	-	-	-	39	36	27	23	20	19	13	12

b) Entwicklungsdauer bis zur Präpupa in Tagen.
(Parasitierung - Schwarzfärbung)

°C	6,2	10,8	12,5	15,1	16,4	18,8	21,0	22,0	24,9	28,9	30,4
Min.	-	26	23	10	10	7	5	5	4	4	3
Mittel	-	28,0	24,0	11,6	11,1	8,8	7,2	6,4	5,8	5,3	4,8
Max.	-	33	25	13	14	11	9	9	8	8	6

Die Ergebnisse der vorstehenden Entwicklungsdauer-Versuche wurden an insgesamt 3600 bestifteten Euleneiern und an 7700 geschlüpften Nachkommen im Mittel von 4 rLF-Stufen gewonnen.

Dasselbe Material diente zugleich der Feststellung der Fruchtbarkeit des Eiparasiten bei Verwendung von Euleneiern als Wirtseiunterlage. Die hierauf bezüglichen Ergebnisse gibt Tab. 19a) - d) wieder. Die zu den Versuchen verwendeten Muttertiere durchliefen ihre präimaginale Entwicklung in Massenzuchten unter 20-24° C, ebenfalls an Euleneiern. Je 1 ♀ + 1 ♂ wurden dabei in Zuchtgläsern (Abb.10) gehalten und täglich mit frischen Wirtseiern versorgt.

Der Einfluß von Temperatur und rLF äußerte sich beim Eulenei als Wirt in derselben Weise wie beim Spannerei. (Die zusammengefaßten Durchschnittswerte für die Luftfeuchtigkeiten machen die Daten der Tabellenreihen 7 und 19 gut vergleichbar). Günstigste Temperatur für die Fruchtbarkeit ist etwa 25° C, der vitale

Tabelle 19. Fruchtbarkeit von *T.embryophagum* am Eulenei unter konstanten Temperatur- und Feuchte-Bedingungen (Mittelwerte). D. = Durchschnitt 17-95 % rLF.

°C 4,3 10,8 12,5 15,1 16,4 18,8 21,0 22,0 24,9 28,9 30,4

% rLF

a) Parasitierte Euleneier je ♀

90-95	-	5	14	37	27	40	24	27	60	59	71
72-79	-	2	7	16	20	68	65	47	68	32	38
51-61	-	11	20	11	19	42	25	31	37	26	22
17	-	11	23	10	36	22	49	28	40	17	4
D.	-	7,3	16,0	18,5	25,5	43,0	40,8	33,3	51,3	33,5	33,8

b) Trichogrammen je parasitiertes Eulenei

90-95	-	2,6	1,3	2,1	1,8	3,2	2,0	2,1	2,4	2,7	1,9
72-79	-	1,5	2,1	2,1	1,7	2,2	2,0	2,0	1,9	1,7	2,1
51-61	-	1,6	2,4	3,2	2,1	1,7	2,2	3,1	1,9	2,8	4,0
17	-	2,1	1,6	1,7	2,0	2,0	1,6	1,3	1,9	1,6	4,0
D.	-	2,0	1,9	2,3	1,9	2,3	2,0	2,1	2,0	2,2	3,0

c) Nachkommen je ♀

90-95	-	13	18	77	49	128	49	56	144	158	138
72-79	-	3	15	34	33	152	130	95	128	55	80
51-61	-	18	47	35	39	71	56	95	71	72	88
17	-	23	36	17	73	45	77	35	76	27	16
D.	-	14,3	29,0	40,8	48,5	99,0	78,0	70,3	106,8	78,0	80,5

d) ♀ : ♂ -Verhältnis der Nachkommen (♀♀ je 1 ♂)

90-95	-	-	-	♀	♀	♀	♀	♀	3,3	♀	1,2
72-79	-	-	-	♀	♀	80,0	52,0	45,0	89,0	22,0	2,3
51-61	-	-	-	♀	2,0	13,5	♀	5,3	♀	6,8	1,2
17	-	-	-	-	-	♀	♀	♀	♀	♀	1,0
D. (in %)-	-	-	-	100,0	95,2	99,1	99,1	91,8	91,2	95,6	58,3

1) - = ohne Versuchsergebnis

Bereich umfaßt etwas weiter wie bei Parasitierung am Spannerei 19-30° C. Hohe rLF ist günstiger als niedere.

Unterschiede zur Parasitierung am Spannerei ergaben sich in Folgendem: Bei Bestiftung von Euleneiern produziert ein Parasiten-♀ wesentlich mehr Nachkommen, auch werden mehr Euleneier angestochen als Spannereier. Ob die Wespen durch das Eulenei zu vermehrter Eiablage angeregt werden, oder der Unterschied in einer höheren Sterblichkeit während der Entwick-

lung im Spannerei zu suchen ist, läßt sich nicht eindeutig klären (da die Mortalität während der Ei- bis Larvenzeit bei diesen Untersuchungen nicht zu ermitteln ist). Das erstere ist wahrscheinlicher, wenn man den vergleichsweise günstigeren Nährwert des Euleneies berücksichtigt, der auch in der Verlängerung der Lebensdauer der ♀♀ zum Ausdruck kam.

Im Durchschnitt der 4 rLF-Stufen wurden unter sämtlichen Versuchstemperaturen etwa 1/3 Parasiteneier mehr abgelegt als beim Spanner (bei der 30,4° C -Stufe sogar das Doppelte). Vergleichsweise wurden auch mehr Wirtseier befruchtet. Für den ganzen Versuchs-Temperaturbereich ergab sich die doppelte Anzahl befruchteter Wirtseier im Vergleich zu den Verhältnissen beim Spannerei (bei der 30,4° C -Stufe sogar das Dreifache). Doch blieb die Zahl je Eulenei abgelegter Nachkommen (Tab.19 b) geringer als jene des Spannerieies. Auch ist der beim Spannerei so auffallende Temperatur- und Feuchteeinfluß auf die Nachkommenzahl je Wirtsei hier nicht festzustellen. Unter allen Versuchskombinationen blieb in den Eulenei-Versuchen die Nachkommenzahl je Wirtsei mit durchschnittlich 2,0 unter der beim Spannerei mit 2,8 festgestellten. Nur unter der extremen Kombination 30,4° C x 17 % rLF war sie erheblich höher.

Auffallend ist bei der Parasitierung des Euleneies die starke Verschiebung des Geschlechterverhältnisses der geschlüpften Nachkommen zugunsten der ♀♀. Bereits in einem günstigen Temperaturbereich von 19-25° C schlüpften 4-6 ♀♀ je 1 ♂. Im oberen und unteren Temperaturpejus ist diese Verschiebung noch ausgeprägter, ebenso bei sehr hoher und sehr niedriger rLF unter 30 %.

Der vital günstigste Temperaturbereich für das Schlüpfen der Nachkommen liegt zwischen 19° und 30° C, wie aus Abb. 25 zu ersehen ist. Im Vergleich zum Spannerei gelangt hier ein wesentlich höherer Prozentsatz an Nachkommen zum normalen Entwicklungsabschluß, das heißt zum Schlüpfen. Im Temperaturoptimum kamen etwa 75 % aller Embryonen zum Schlüpfen, gegenüber etwa 50 % beim Spannerei. Auch dies dürfte auf vergleichs-

weise günstigere Ernährungsbedingungen im Eulenei zurückzuführen sein. Der untere Temperaturschwellenwert für das Schlüpfen lag im übrigen wie beim Spannerei zwischen 14-15° C, doch kommt im Temperaturpejus ein höherer Prozentsatz auch in extremen rLF-Bedingungen zum Schlüpfen als dort.

Der Einfluß der rLF auf das Schlüpfen gleicht jedoch dem beim Spannerei ermittelten. Unter niederer rLF wird der Schlüpfbereich eingeschränkt. Innerhalb jeder Temperaturstufe nimmt er von niederer zu hoher rLF erheblich zu. Die günstigsten Verhältnisse liegen wiederum bei 72-79 % rLF.

Durch Wechsel der TF-Kombinationen (anstelle konstanter Bedingungen) während der Eiablage, der präimaginalen Entwicklung und während des Schlüpfens werden beim Eulenei noch weitgehend bessere Ergebnisse erzielt als beim Kiefernspannerei als Wirt von T.embryophagum.

Aus Euleneiern, die innerhalb 24 Stunden in Zimmertemperatur von 19-20° C bestiftet wurden und ihre präimaginale Entwicklung unter 12 verschiedenen Temperaturen (zwischen 7,8° bis 34° C) und rLF von 0-100 % durchliefen, kam ein etwas höherer Prozentsatz von Nachkommen aus den Wirtseiern, als bei Bestiftung und Entwicklung unter gleicher Temperatur (wie Abb. 27 a) und c) mitteilt). Dies deckt sich mit den diesbezüglichen Erfahrungen beim Spannerei als Wirt.

Bestiftung unter verschiedenen Temperaturen und Entwicklung in 19-20° C hingegen bewirkt ein wesentlich vermehrtes Schlüpfen der Nachkommen (Abb. 27 b). Bei den im Juni zur Zeit des Schlüpfen der Parasiten aus Euleneiern jahreszeitlich üblichen Mitteltemperaturen von ca. 17-19° C schlüpfen aus Temperatur-Herkünften der Parasitierung von 10,8-30,4° x 0-100 % rLF 85-90 % der Nachkommen.

Bei diesen beiden Versuchsanordnungen wurden 1680 ♀♀ , 10 600 bestiftete Euleneier und 20 100 geschlüpfte Nachkommen berücksichtigt. Jeder Versuch der 84 Kombinationen wurde mit je 3-10 ♀♀ zweimal wiederholt. In der Abb. sind die 7 verwendeten

Feuchtestufen zu einem Wert gemittelt.

Die Bestiftungswerte für den ersten Tag bei Aufenthalt unter 19-20° C stimmen allerdings für die beiden Versuchsgruppen nicht überein (Abb. 26 a) und b)). Weitgehende Vergleiche lassen sich deshalb nicht ziehen. Doch verhält sich der Temperatur- und rLF-Einfluß im ganzen ähnlich wie bei Verwendung des Spannereies (vgl. S.51).

Was das Geschlechterverhältnis der Nachkommen anbelangt, so war es bei den Wechsel-Temperaturversuchen in einem Bereich von 16-25° C dem beim Spannerei ähnlich. Ober- und unterhalb dieses Bereiches ist es aber auch hier weitgehend zugunsten der ♀♀ verschoben. Im Temperaturpejus schlüpfen überhaupt keine ♂♂, ebenso liefern niedere Luftfeuchten weniger ♂♂. Unter konstanten Temperaturen hatte sich das Geschlechterverhältnis des Parasiten bei Entwicklung im Eulenei jedoch noch weitgehender zugunsten der ♀♀ verschoben.

F o l g e r u n g e n f ü r d i e P r a x i s .

Der jahreszeitliche Lebens- und Generationenablauf von T.em-bryophagum in der Kiefernwaldbiozönose wird durch ihre Hauptwirte Eule und Spanner bestimmt.

Das Eulenei bietet günstigere Bedingungen für den Parasiten als das Spannerei in Bezug auf Fortpflanzungshöhe und Schlüpfprozent. Das Geschlechterverhältnis ist bei ihm stärker zugunsten der ♀♀ verschoben, was eine Massenvermehrung in der 2.-3. Trichogrammageneration (die wahrscheinlich bereits am Spannerei erfolgen) fördert. Soweit ♀♀ unbefruchtet bleiben, liefern sie nur ♂♂, was ein rasches Abklingen einer natürlichen oder künstlich veranlaßten Parasiten-Massenvermehrung zur Folge haben kann. Dies mindert aber den momentanen Wert einer solchen nicht.

Was das Spannerei anbetrifft, so ergaben die Versuche, dass es

sich sehr gut zur Überwinterung von T.embryophagum im Vorpuppenstadium eignet (eine andere Form der Überwinterung kommt nicht vor). Parasitierte, ungeschlüpfte Spannereier springen im Laufe des Spätsommers von den Kiefern nadeln ab, fallen zu Boden und die Parasiten überwintern hier in der feuchten Bodenauflage unter vergleichsweise günstigen Bedingungen.

Schneeauflage würde Temperatur- und Feuchteverhältnisse fördern. Auch im Kieferneulenei überliegen Parasiten, doch nicht in dem Maße wie beim Spannerei.

Für Massenzuchten von T.embryophagum unter Laborbedingungen eignen sich am besten Temperaturen von 20-25° C und rLF von 70-90 %. Aufbewahrung lebenden Parasitenmaterials erfolgt am günstigsten im Zustand eben verfärbter Wirtseier unter + 6° C x 90-95 % rLF. Nach 100-200 Tagen Aufenthalt in dieser niederen Temperatur führt eine Restentwicklung in optimalen Temperaturen zu 100 %-igem Schlüpfen. Künstliche Massenzuchten erreichen mit Euleneiern höhere Parasitierungsquoten und Schlüpfprozent, auch ist ihr höherer ♀♂-Anteil förderlich. Bei der biologischen Bekämpfung des Kiefernspanners sollten diese Erfahrungen zugrunde gelegt werden.

Z u s a m m e n f a s s u n g .

Die Untersuchungen am Spannereie ergaben folgende Ergebnisse:

1. Das vitale Optimum des Spannereies, gemessen an der Mortalität unter gestaffelten Temperatur- und Feuchtekombinationen liegt im Bereich von 16° - 23° C und 40 - 80 % rLF. Gegen konstant feuchtigkeitsgesättigte Atmosphäre sind die Eier nur in den unteren Temperaturen empfindlich. Gegen extrem niedere Feuchte sind sie im ganzen vitalen Temperaturbereich außerordentlich empfindlich. Das kritische Stadium der Eientwicklung scheint das letzte zu sein.
2. Die Ei-Entwicklungsdauer wird im Bereich des vitalen Temperaturoptimums von der Luftfeuchtigkeit nicht beeinflusst. In den extrem hohen und tiefen Temperaturen bewirkt gesättigte Feuchte eine geringe Beschleunigung, extrem niedere Feuchtigkeit eine Verzögerung der Entwicklung. Die Temperaturabhängigkeit, bestimmt nach der Blunck'schen Temperatursummenregel, folgt annähernd der Gleichung $T(t-7,9)=199$. Der untere Temperaturschwellenwert liegt bei etwa $7,9^{\circ}$ C, der obere bei $31-32^{\circ}$ C.
3. Unter wechselnden Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen wird die optimale Vitalitätszone wesentlich erweitert. Die Temperatursummengleichung $T(t-7,9)=199$; bleibt rechnerisch gültig.

Aufenthalt in optimalen Bedingungen während der 1. und noch mehr während der 2. Hälfte der Eientwicklung bewirkt einen erheblichen Rückgang der Sterblichkeit unter allen extremen Temperatur-Feuchte-Bedingungen, insbesondere auch unter niederen relativen Feuchtigkeitswerten.

Noch günstiger liegen die Überlebensverhältnisse bei nur 1 - 3-tägigem Aufenthalt unter pessimalen TF-Bedingungen und Rückkehr in das vitale Optimum, sowie bei regelmäßigem Temperaturwechsel.

Bezüglich des Eiparasiten T.embryophagum wurden folgende Hauptergebnisse erzielt:

1. Die Lebensdauer gefütterter *Trichogramma*-♀♀ hängt von der Art der Wirtseier ab, die von ihnen parasitiert werden. Bei Spannereiern beträgt sie unter 12°C x 75 % rLF im Mittel 24 - 25 Tage (Min. 14 / Max. 29). Unter $24-25^{\circ}\text{C}$ x 90-95 % rLF, den Temperatur-Feuchte-Bedingungen höchster Nachkommenproduktion ist sie 10,5 Tage (Min. 4 / Max. 16). Bei Euleneiern ist die mittlere Lebensdauer 27 - 28 Tage (Min. 19 / Max. 34) unter 12°C x 75 % rLF, jene unter $24 - 25^{\circ}\text{C}$ x 90-95 % rLF (höchste Nachkommenproduktion) 14 Tage (Min. 9 / Max. 16).

Extrem hohe und relativ niedere ($< 50\%$) rLF wirkt lebensverkürzend; bei Parasitierung an Spannereiern stärker als an Euleneiern.

Auf die Lebensdauer der ♂♂ hat das Wirtsei keinen Einfluß. Sie liegt unter 12°C x 75 % rLF im Mittel bei 14 Tagen (Min. 11 / Max. 18) und unter den Bedingungen der höchsten Nachkommenproduktion der ♀♀ ($24 - 25^{\circ}\text{C}$ x 90-95 % rLF) bei 6 Tagen (Min. 2 / Max. 9).

2. Die Entwicklungsdauer des Eiparasiten ist in *Bupalus piniarius* L. und *Panolis flammea* Schiff. unabhängig von der Art der Wirtseier. Die Gesamtentwicklung vom Ei bis zur Imago erfolgt unter konstanten Temperatur-Feuchte-Bedingungen annähernd einer Hyperbel der Form: $T (t - 9,8) = 215$. Die kürzeste Entwicklungsdauer ist im Mittel 11,2 Tage bei $28,7^{\circ}\text{C}$. Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf sie ist nur gering.

Als unterer Temperaturschwellenwert für das Schlüpfen von Imagines wird $14 - 15^{\circ}\text{C}$, als oberer etwa 35°C festgestellt.

3. Die Fruchtbarkeit der *Trichogramma*-♀♀ ist abhängig von
- a) der Temperatur und rLF während der Eiablage (Aktivität). Unter konstanten Bedingungen liegt das Optimum bei $24 - 25^{\circ}\text{C}$ x 90 - 95 % rLF. Oberer und unterer Temperaturschwellenwert der Eiablage liegen bei 35°C bzw. $7,2^{\circ}\text{C}$ oder etwas darunter.

- b) der Temperatur und rLF, unter der das betreffende ♀ seine präimaginale Entwicklung durchlief. ♀♀, die sich im Grenzbereich der Temperatur und rel. Feuchte des Schlüpfens entwickelten, sind häufig steril.
- c) der Artzugehörigkeit des Wirtseies, in dem das ♀ seine präimaginale Entwicklung durchlief.
- d) der Artzugehörigkeit des Wirtseies, das parasitiert werden soll. Eine Steigerung oder Minderung der Fruchtbarkeit ist möglich, wenn mehrere Generationen des Parasiten an ein- und derselben Wirtseiart durchlaufen werden.

e) der Fütterung der Parasiten.

4. Die Eiablage begatteter Parasiten-♀♀ erfolgt normalerweise in der Hauptmenge an den ersten Lebenstagen. Die höchste Quote wird immer am ersten Lebenstag abgelegt.

Die Eiablage wird einige Zeit vor Erreichen des natürlichen Alterstodes abgeschlossen.

5. Das Schlüpfprozent der Trichogramma-Nachkommen ist abhängig

- a) von der Temperatur und rLF, unter der die parasitierten Wirtseier gehalten werden. Feuchtegrade unter 50 % beeinträchtigen das Schlüpfen besonders an der Grenze zum Temperaturpessimum. Die günstigsten Schlüpfbedingungen liegen bei 25° C x 75 % rLF.
- b) von der Temperatur und rLF, unter der das Muttertier seine präimaginale Entwicklung im Wirtsei durchlief (Verschiebung des Optimums).
- c) von der Art des Wirtseies, das parasitiert werden soll. Beim Spannerei lag unter konstanten Temperaturen der Schlüpfprozentsatz im Optimum (25° C x 75 % rLF) bei 64 %, beim Eulenei 83 %.

6. Aufenthalt unter wechselnden Temperaturen begünstigt Lebensdauer und Fruchtbarkeit, vorausgesetzt, daß die Be-

dingungen in optimale Temperaturen zurückkehren.

7. Die Überwinterung erfolgt im Diapausestadium der Präpupa. Auf oder kurz vor der Präpupa in Temperaturen von $+ 6^{\circ} \text{C}$ verbrachte Parasiten erzielen die günstigsten Schlüpfsergebnisse; wobei die Diapause nicht vor 40 Tagen abgebrochen werden darf und ein 100 - 200 - tägiger Aufenthalt beste Ergebnisse erreicht.

8. Wirtseier, in denen sich der Parasit noch auf dem Eistadium befindet, können mit wechselndem Schlüpfsergebnis bis zu 100 Tagen bei $+ 6^{\circ} \text{C}$ aufbewahrt werden.

Wirtseier, in denen sich der Parasit bis zur Puppe entwickelt hat (in 24°C), ergeben bei Aufbewahrung in $+ 6^{\circ} \text{C}$ nur noch wenige Imagines.

9. Auf Grund des Schlüpfverhaltens parasitierter Kiefernspannereier eignen sich diese besser für die Diapause von T.embryophagum als die der Kieferneule. Von 31°C abwärts überliegt beim Spannerei ein mit Abnahme der Temperatur wachsender Prozentsatz von Parasiten auf dem Vorpuppenstadium. Unterhalb $14 - 15^{\circ} \text{C}$ ist dies temperaturbedingt. Zwischen 15° bis 31°C ist es eine Beeinflussung durch das Spannerei.

Folgt eine Diapause unter niederen Temperaturen von entsprechender Zeitdauer, so schlüpft anschließend in höherer Temperatur, je nach den Anfangsbedingungen, ein wechselnder Prozentsatz der als Vorpuppe überwinterten Parasiten. Unter optimalen Diapausebedingungen kann beim Spannerei mit einem Schlüpfprozent von 90 - 100 % gerechnet werden, während vor der Diapause nur etwa 50 % der parasitierten Eier zu schlüpfen pflegen. Hiernach ist anzunehmen, daß unter Freilandbedingungen normalerweise das Kiefernspannerei als Überwinterungsort von T.embryophagum dient.

Eine Überwinterung als geschlüpfte Imago ist bei T.embryophagum nicht möglich.

10. Das Kieferneulenei eignet sich gut als Wirt von T.em-bryophagum. Auch hier kommt Überliegen vor, doch nicht in dem Maße wie beim Spannerei.
11. Günstigste Überwinterungstemperatur ist der Bereich um $+ 6^{\circ} \text{C}$ x 70 - 100 % rLF. Tiefere oder höhere Temperaturen, ebenso niedrigere rLF sind ungünstig.
12. Reihenweise abgesetzte Spannereigelege, wie sie der Regel entsprechen, ergeben vergleichsweise die günstigsten Verhältnisse von Parasitierungshöhe und Schlüpfprozent.
13. Neonbelichtung (ohne Erhöhung der Temperatur) während der beiden ersten imaginalen Lebensstadien steigert die Eiablage. Dunkelheit hemmt sie, Daueraufenthalt unter Dunkelheit verhindert sie fast völlig.
14. Am Spannerei beträgt der $\frac{\text{♀♀}}{\text{♂♂}}$ -Anteil der Nachkommenschaft im gesamten Temperatur-Feuchte-Bereich etwa 60 - 70 %; bei Parasitierung am Eulenei ist das Geschlechterverhältnis stark zugunsten der $\frac{\text{♀♀}}{\text{♂♂}}$ verschoben.

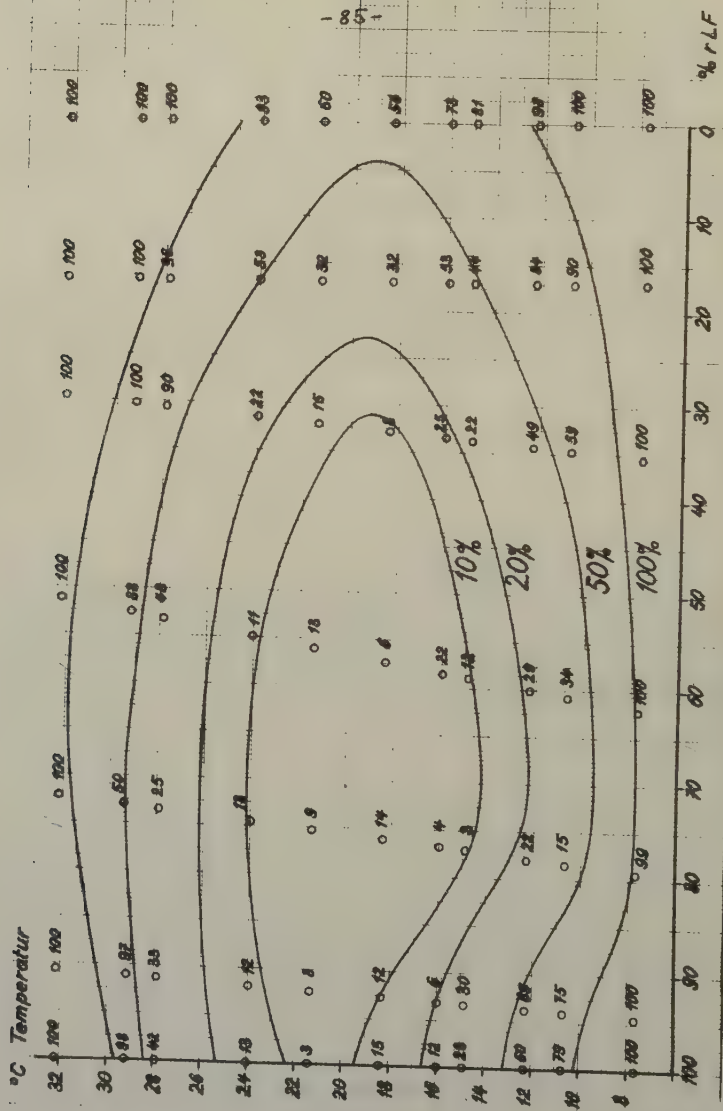


Abb. 1 Spanneri, Mortalitätsdiagramm. (Die den Kreisen und Linien zugeordneten Zahlen geben die Sterblichkeitsprozente an).

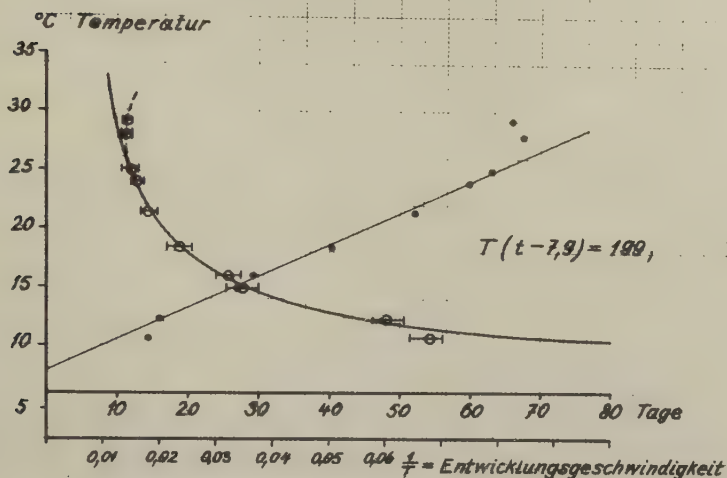


Abb. 2 Ei-Entwicklungsdauer des Spanners in Abhängigkeit von konstanten Temperaturen und Feuchten (Mittel 0-100 % rLF), dargestellt als Hyperbel. (Der Schnittpunkt der Hyperbelreziproken mit der Ordinate ergibt den unteren Temperaturschwellenwert der Entwicklung = $7,9^\circ\text{C}$).

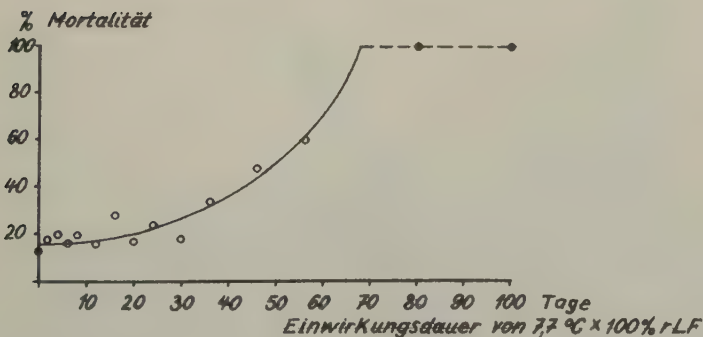


Abb. 3 Mortalität des Spannerreies: 0-100 Tage ungünstige Temperatur und Feuchte ($7,7^\circ\text{C} \times 100\% \text{ rLF}$), anschließend optimale Temperatur und Feuchte ($24^\circ\text{C} \times 75\% \text{ rLF}$).

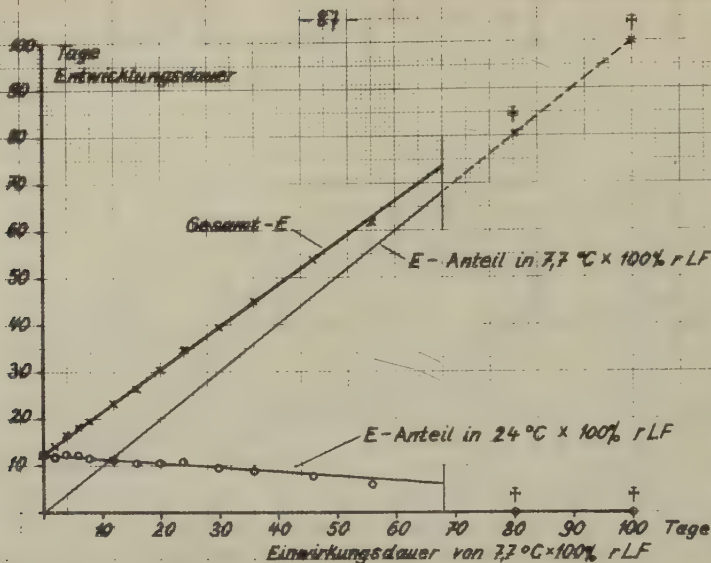


Abb. 4 Entwicklungsdauer (E) des Spannereies: 0-100 Tage ungünstige Temperatur und Feuchte ($7,7^{\circ}\text{C} \times 100\% \text{ rLF}$), anschließend optimale Temperatur und Feuchte ($24^{\circ}\text{C} \times 75\% \text{ rLF}$).

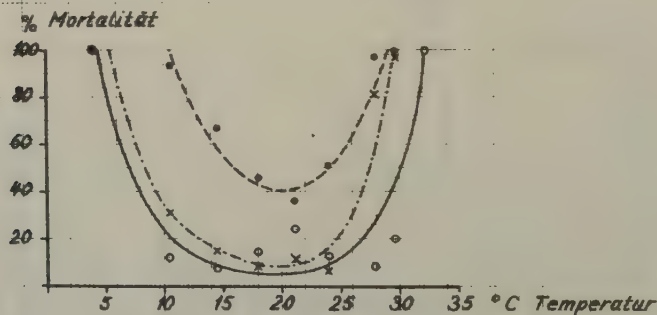


Abb. 5 Mortalität des Spannereies: 6 Tage in $24^{\circ}\text{C} \times 75\% \text{ rLF}$, anschließend verschiedene Temperaturen $\times 75\% \text{ rLF}$ —○—
 $\times 100\% \text{ rLF}$ - - - x
 $\times 17\% \text{ rLF}$. . . •

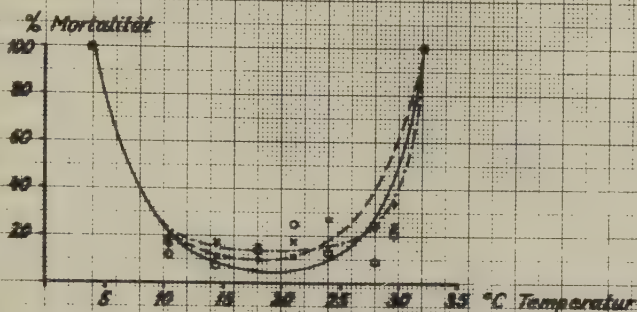


Abb. 6 Mortalität des Spannereies:
 6 Tage in 24° C x 75 % rLF — o
 x 100 % rLF --- x
 x 17 % rLF - - - •
 anschließend verschiedene Temperaturen x 75 % rLF.

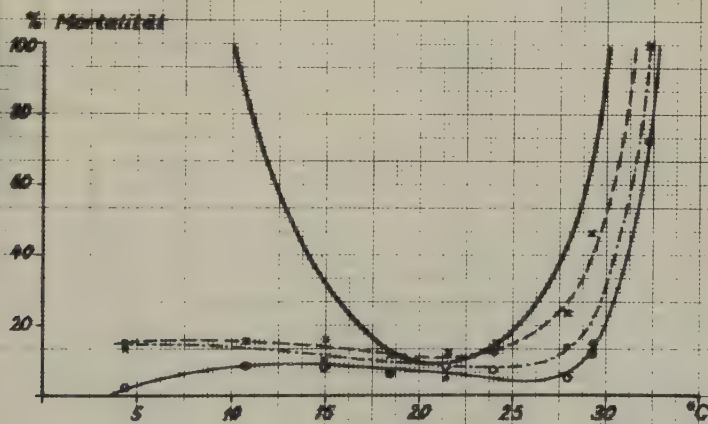


Abb. 7 Mortalität des Spannereies:
 1-tägige — o
 3-tägige - - - •
 6-tägige --- x
 — = Gesamtentwicklung unter konstanten Temperaturen x 100 % rLF (interpoliert).

% Mortalität

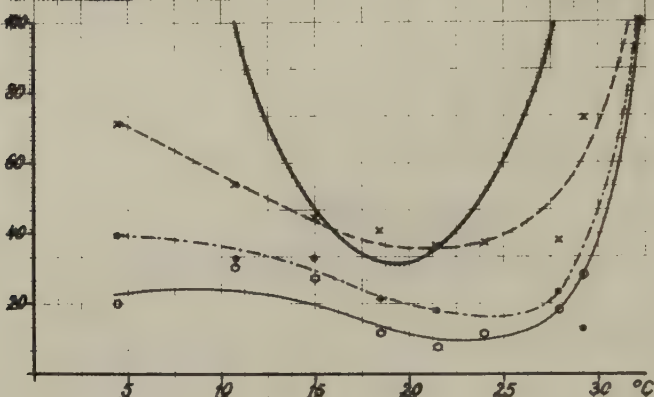


Abb. 8 Mortalität des Spanneres:

1-tägige —○

3-tägige ---●

6-tägige ---x

— = Einwirkung von 17 % rLF x verschiedener Temperaturen, anschließend 24° C x 75 % rLF.

— = Gesamtentwicklung unter 17 % rLF x konstanten Temperaturen (interpoliert).

% Mortalität

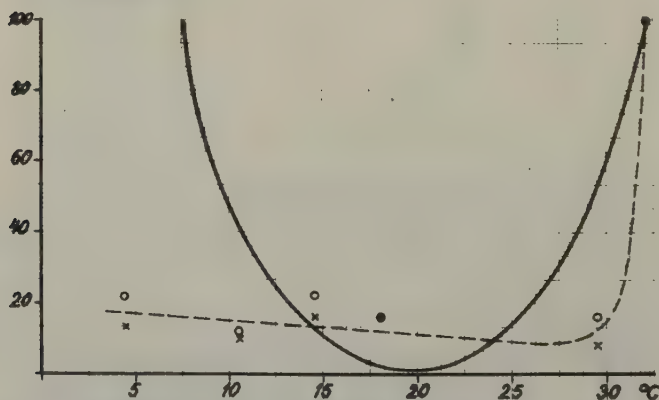


Abb. 9 Mortalität des Spanneres:

----- = 24-stündiger Wechsel zwischen 24° C und 6 anderen Temperaturen x 75 % rLF.

— = Gesamtentwicklung unter konstanten Temperaturen x 75 % rLF.

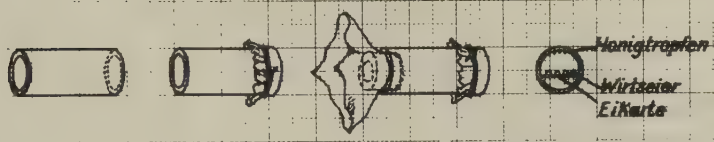


Abb. 10 Zuchtgläschen für Trichogramma-Versuche.

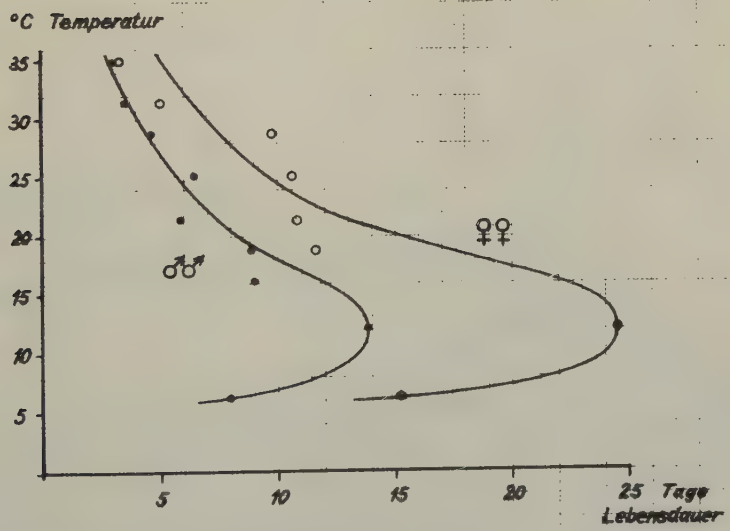


Abb. 11 Lebensdauer gefütterter T.embryophagum-♀♀ und -♂♂ unter konstanten Temperaturen x 72-79 % rLF, bei Parasitierung am Spannereis.

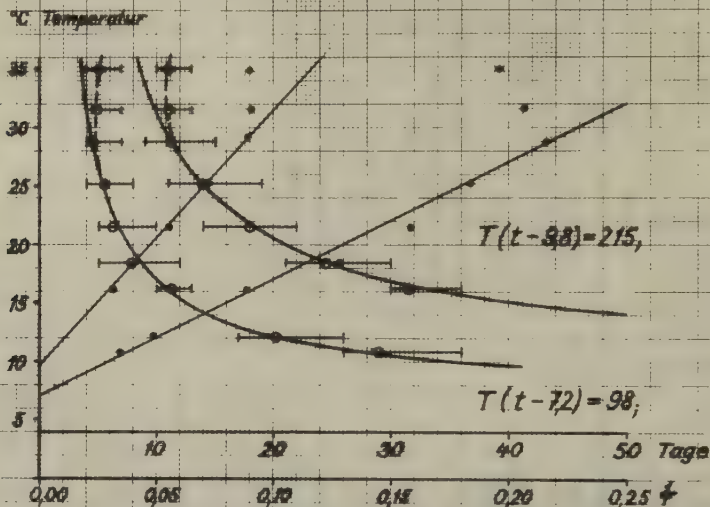


Abb. 12 Gesamtentwicklungsdauer und Entwicklungsdauer bis zur Präpupa von *T.embryophagum* in Abhängigkeit von konstanten Temperaturen und Feuchten (Mittel 0-100 % rLF), dargestellt als Hyperbeln. (Die Schnittpunkte der Hyperbelreziproken mit der Ordinate ergeben die unteren Temperaturschwellenwerte für Gesamtentwicklung = $9,8^{\circ}\text{C}$ und Teilentwicklung bis zur Präpupa = $7,2^{\circ}\text{C}$).

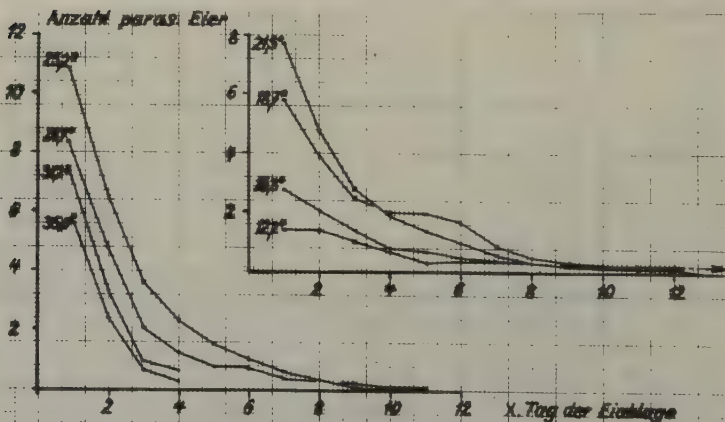


Abb. 15 Anzahl an den einzelnen Lebenstagen je *T.embryophagum*-♀ parasitierter Spannereier im Durchschnitt von 0-100 % rLF.

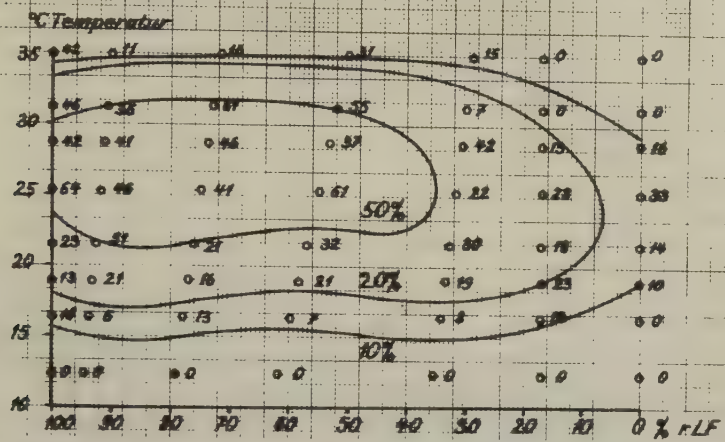


Abb. 13 Vitalitätsdiagramm von *T.embryophagum* unter konstanten Temperaturen und Feuchten bei Entwicklung im Spannerei (Elterntiere aus 20-24° C x 75 % rLF). (Die den Kreisen und Linien zugeordneten Zahlen geben die Schlüpfprozente an).

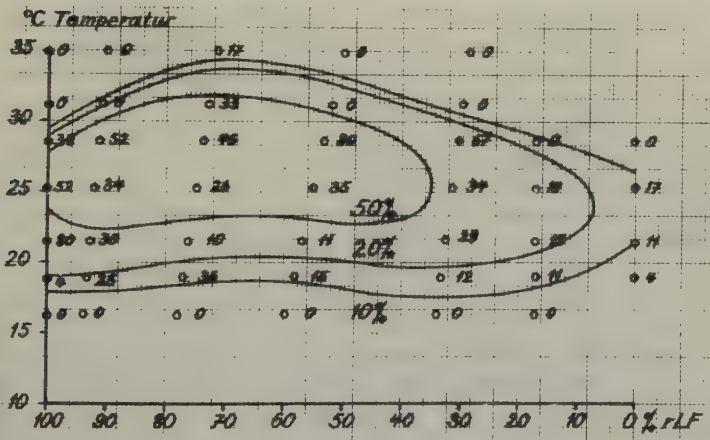


Abb. 14 Vitalitätsdiagramm von *T.embryophagum* bei Entwicklung im Spannerei (Elterntiere aus jeweiliger Temperatur x Feuchte). (Die den Kreisen und Linien zugeordneten Zahlen geben die Schlüpfprozente an).

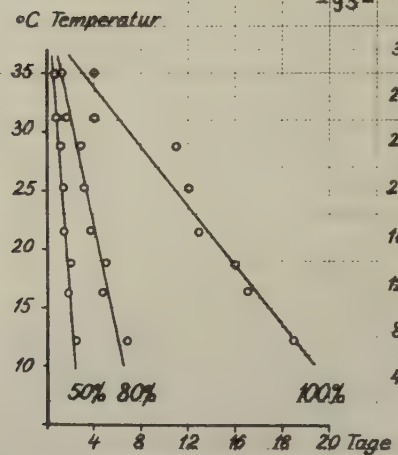


Abb. 16 50 %-, 80 %- und 100 %- Grenze der Eiablage von *T. embryophagum* am Spannerei im Durchschnitt von 0-100 % rLF.

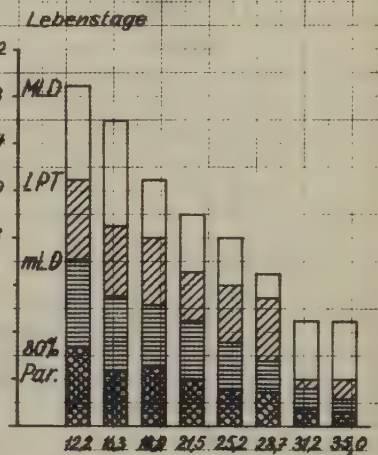


Abb. 17 80 % Eiablage und letzter Parasitierungstag (LPT) im Verhältnis zu mittlerer (mLD) und maximaler (MLD) Lebensdauer.

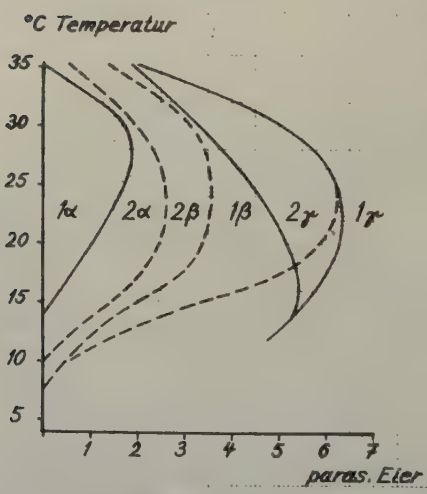


Abb. 18 Fruchtbarkeit und Schlüpfanteil von *T. embryophagum* an Spannereiern: Kurven 1 + a): Bestiftung in 19° C und Entwicklung in 6,3-35° C x 0-100 % rLF (im Mittel der rLF); Kurven 2 + b): Bestiftung in 6,3-35° C x 0-100 % rLF (im Mittel der rLF) und Entwicklung in 19° C. c) = Bestiftung und Entwicklung unter jeweiliger Temp. α = geschlüpfter Anteil, β = ungeschlüpfter Anteil, γ = Gesamtzahl parasitierter Spannereier.

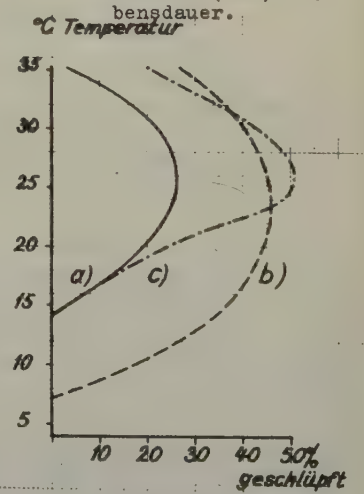


Abb. 19 Schlüpfprozent von *T. embryophagum* aus Spannereiern: Kurven 1 + a): Bestiftung in 19° C und Entwicklung in 6,3-35° C x 0-100 % rLF (im Mittel der rLF); Kurven 2 + b): Bestiftung in 6,3-35° C x 0-100 % rLF (im Mittel der rLF) und Entwicklung in 19° C. c) = Bestiftung und Entwicklung unter jeweiliger Temp. α = geschlüpfter Anteil, β = ungeschlüpfter Anteil, γ = Gesamtzahl parasitierter Spannereier.

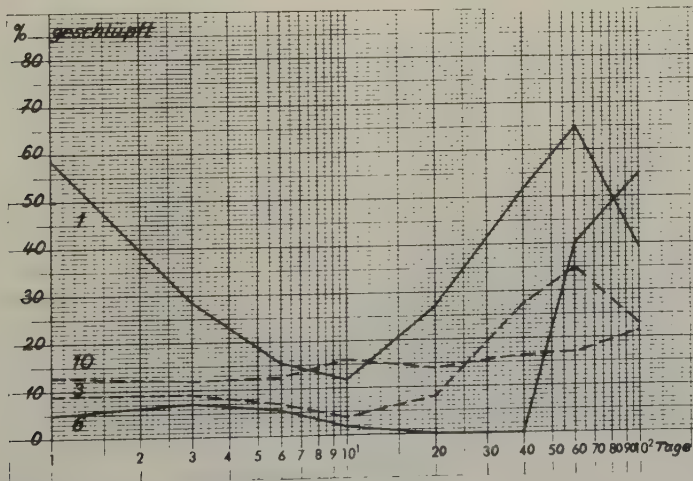
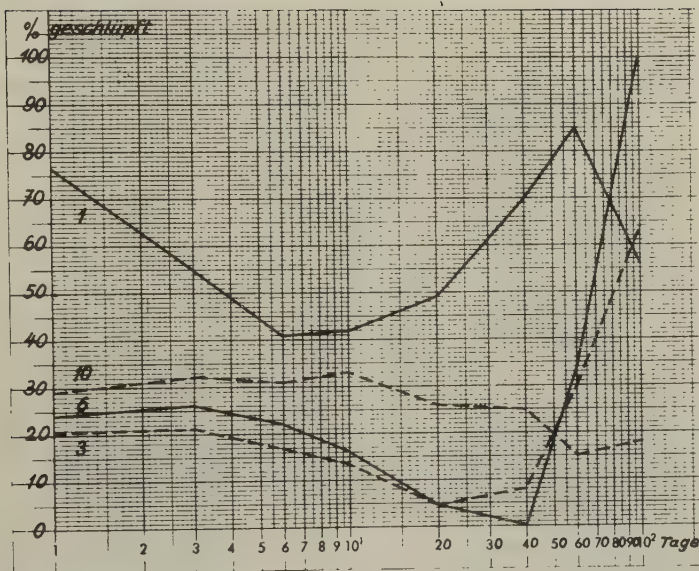


Abb. 20
Abb. 21

Schlüpfprozente von *T.embryophagum*-Nachkommen:
1-100 Tage Aufenthalt in 6,2° C (Abb. 20) bzw.
12,2° C (Abb. 21) von parasitierten Spannereiern, die
1Tag (Kurve 1)
3Tage (Kurve 3)
6Tage (Kurve 6)
10 Tage (Kurve 10) im Optimum vorentwickelt waren und
anschliessend im Optimum (24° C x 75 % rLF) schlüpften.

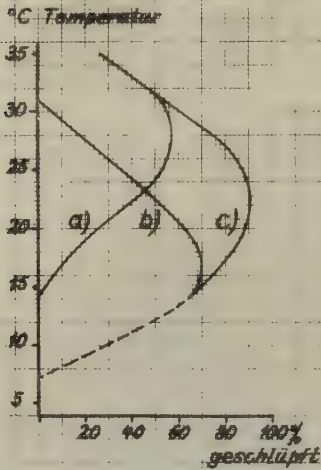


Abb. 22 Schlüpfprozent von *T. embryophagum* in 6,2-35° C x 75 % rLF par. Spannereier.
a) vor Überwinterung
b) nach Überwinterung in 0-14°C x 75 % rLF
c) Gesamtschlüpfprozent

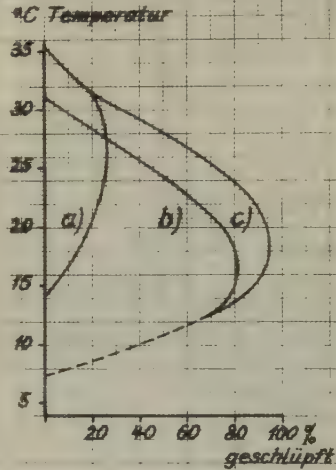


Abb. 23 Schlüpfprozent von *T. embryophagum* in 19° C paras. und in 6,2-35°C entwickelter Spannereier:
a) vor Überwinterung
b) nach Überwinterung in 6,2° C x 75 % rLF.
c) Gesamtschlüpfprozent

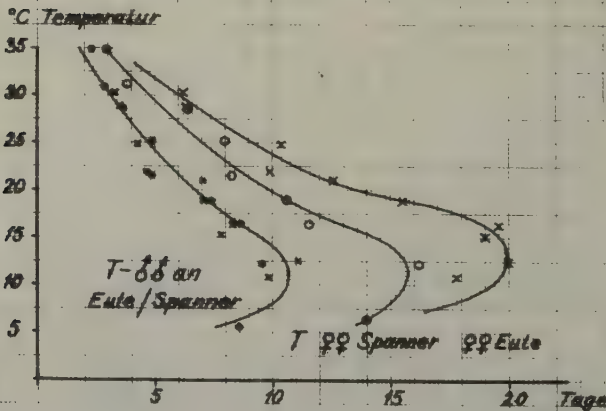


Abb. 24 Lebensdauer gefütterter *T. embryophagum*-Imagines unter konstanten Temperaturen (im Durchschnitt von 17 -95 % rLF), bei Parasitierung am Eulen- bzw. Spanner.

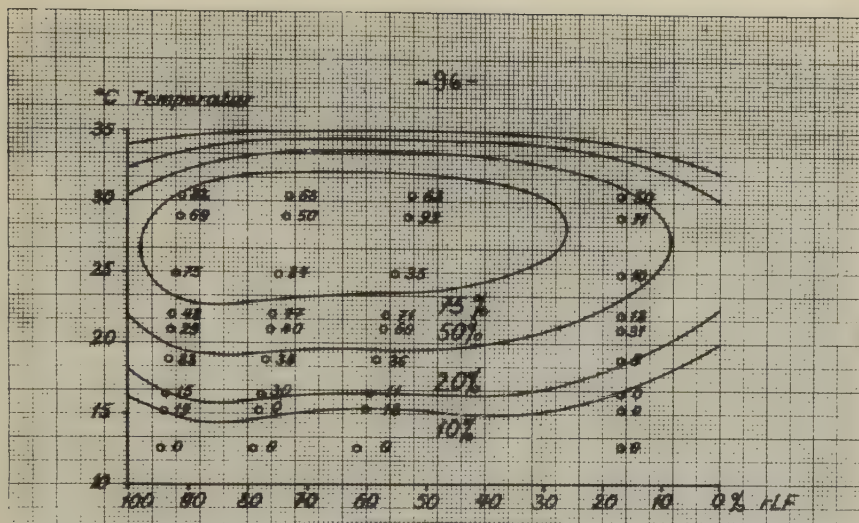


Abb. 25 Vitalitätsdiagramm von *T.embryophagum* bei Entwicklung im Eulenei unter konstanten Temperaturen und Feuchten. (Elterntiere aus 20–24° C x 75 % rLF. Die den Kreisen und Linien zugeordneten Zahlen geben die Schlüpfprozente an).

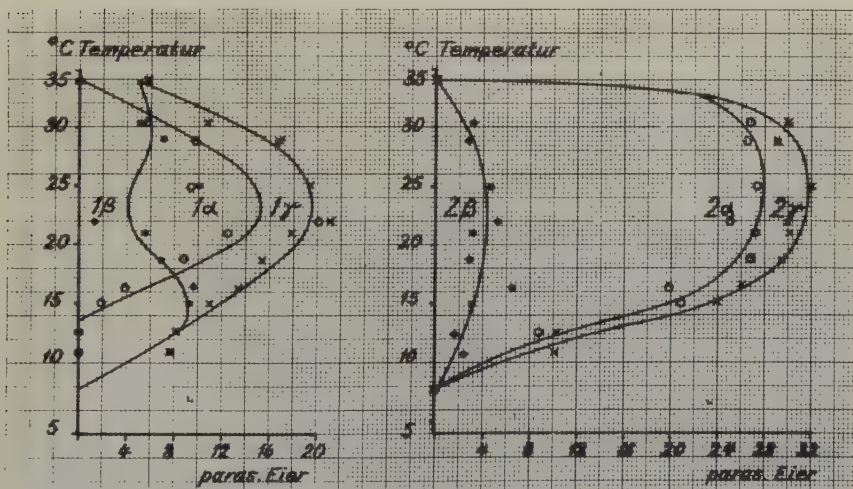


Abb. 26 Fruchtbarkeit und Schlüpfanteil von *T.embryophagum* an Euleneiern:
 Kurven 1: Bestiftung in 19° C x 75 % rLF und Entwicklung in 4,3–34° C x 0–100 % rLF (Mittel der rLF)
 Kurven 2: Bestiftung in verschiedenen Temperaturen und Feuchten (Mittelwert für rLF von 0–100 %)
 α = geschlüpfter, β = ungeschlüpfter Anteil, γ = Gesamtzahl von Nachkommen.

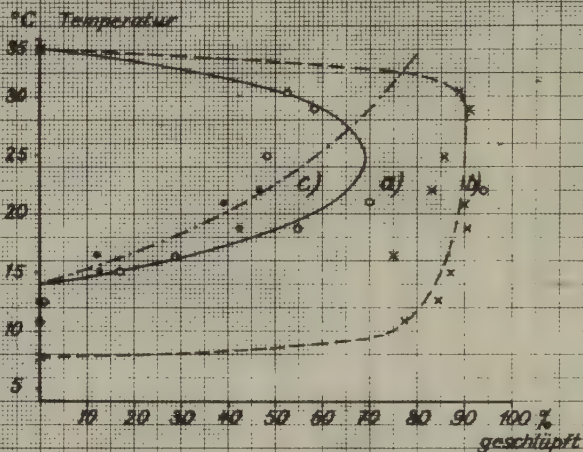


Abb. 27 Schlüpfprozent von *T.embryophagum* aus *Eulenei*iern bei
a) Bestiftung in 19° C, Entwicklung in verschied.Temp.
b) Bestiftung in verschied.Temp., Entwicklung in 19° C,
c) Bestiftung und Entwicklung unter jeweiliger Temp..

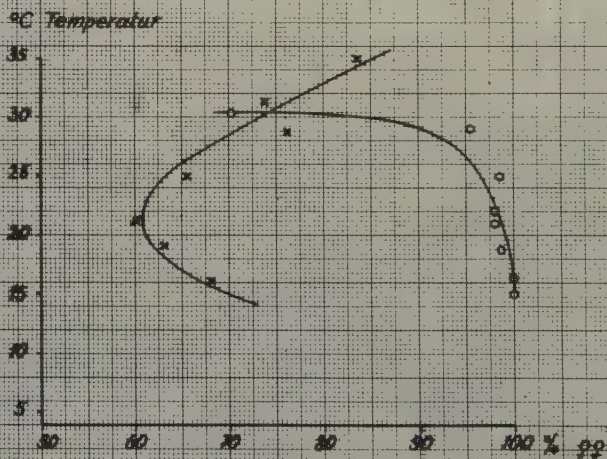


Abb. 28 ♀♀-Anteil von *T.embryophagum* in % bei Parasitierung
am Spanner- (x) und *Eulenei* (o) (in 75 % rLF).

L i t e r a t u r v e r z e i c h n i s .

- ALLEN, R.G.D. 1957: Statistik für Volkswirte. J.C.B. Mohr (Paul Siebeck) Tübingen, 232 S.
- ANDERSEN, K.Th. 1930: Der Einfluß der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit auf die Dauer der Eizeit. (I.Beitrag zu einer exakten Biologie des linier-ten Graurüsslers Sitonia lineata L.) Ztschr.f.Morph.u.Ökol.d.Tiere,Bd. 17, S. 650-676
- BACHMETJEW, P. 1907: Experimentelle biologische Studien. Bd. 2, Sophia
- BLUNCK, H. 1923: Die Entwicklung des Dytiscus marginalis L. vom Ei bis Imago. 2. Die Metamorphose. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 121, S. 171-391
- 1951: Zur Kenntnis des Massenwechsels von Pieris brassicae L. mit besonderer Berücksichtigung des Dürrejahres 1947. Ztschr. angew. Ent., Bd. 32, S. 141-171
- BODENHEIMER, F.S. 1926: Über die Voraussage der Generationszahl von Insekten III. Die Bedeutung des Klimas für landwirtschaftliche Entomologie. Ztschr. angew. Ent. Bd. 12, S.91-122
- 1930: Studien zur Epidemiologie, Ökologie und Physiologie der afrikanischen Wanderheuschrecke (Schistocerca gregaria Forsk.) . Ztschr. angew.Ent., Bd. 15, S. 435-557.
- EIDMANN, H. 1934: Zur Kenntnis der Eiparasiten der Forleule, insbesondere über die Entwicklung und Ökologie von T.minutum Riley. In: Die Forleule in Preußen im Jahre 1933. M.& H. Schaper, Hannover, S. 56-77
- ESCHERICH, K. 1931: Die Forstinsekten Mitteleuropas. Bd. 3, P.Parey, Berlin, S. 463 f.

GEBELEIN, H. u.
HEITE, H.J.

1951: Statistische Urteilsbildung. Berlin-Göttingen-Heidelberg

GEIGER, R.

1950: Das Klima der bodennahen Luftschicht. Ein Lehrbuch der Mikroklimatologie. F.Vieregg & Sohn, Braunschweig. In der Reihe: Die Wissenschaft, Bd.78

JANISCH, E.

1927: Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie II. Springer, Berlin.

- u. MAERCKS, H.

1933: Über die Berechnung der Kettenlinie als Ausdruck der Temperaturabhängigkeit von Lebensvorgängen. Arb.Biol.Reichsanst., Bd.20, S. 259-268

KLIMAAATLAS

1952: Klimaatlas von Bayern. Zentralamt des Deutschen Wetterdienstes der US-Zone, Bad Kissingen

KLIMAKUNDE

1931: Klimakunde des deutschen Reiches. Reichsanst.f.Wetterdienst, Berlin, Bd. 2 / 1851-1930

KLOMP, H.

1953: The role of Trichogramma evanescens Westw. in the natural control of pine wood moths in the Netherlands. Inter.Unit.Forest Res. Org.Proc.Congress, Rome, S. 667-670

MARCHAL, P.

1936: Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. Les Trichogrammes. Annal.Epiphyties, Paris, 2. (n.ser.), S. 447-550

MARTINI,

1926: Über die Wärmesummenregel. Ztschr. angew.Ent., Bd.11, S. 301-305

-

1929: Über die Kettenlinie und die Exponentialkurve überhaupt als Bilder für die Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von der Wärme. Ztschr.angew.Ent., Bd. 14, S. 273-284

MEYER, E.

1931: Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie und Bekämpfung der Forleule. Ztschr.angew.Ent., Bd.18, S.1-56

- MEYER, N.F. 1941: Trichogramma. Ökologie und Ergebnisse der Anwendung im Kampf gegen schädliche Insekten. Sselchozgiz, Moskau, 174 S. (russisch)
- METCALF, C.L. and FLINT, W.P. 1951: Destructive and useful insects. 3ed. New York-Toronto-London, 107 S.
- NOLL, L. 1947: Die ökonomische Bedeutung der Schlupfwespe T.evanescens für den Gemüsebau. In: 25 Jahre Versuchs- und Forschungsanstalt für Gartenbau und höhere Gartenbauschule Pillnitz/Elbe. Dresden, S. 76-80
- OLDIGES, H. 1959: Der Einfluß der Temperatur auf Stoffwechsel und Eiproduktion von Lepidopteren. Ztschr. angew. Ent., (im Druck)
- PIERCE, W.D. 1916: A new interpretation of the relationship of temperature and humidity to insect development. Journ.agr.Res.5, P.1183-1191
- QUEDNAU, W. 1956: Die biologischen Kriterien zur Unterscheidung von Trichogramma-Arten. Ztschr.f.Pfl.krankheiten u.Pfl.schutz, Bd. 63, H.6, S. 333-344
- 1957: Über den Einfluß von Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf den Eiparasiten Trichogramma cacoeciae Marchal. Mitt.Biol.Bundesanst.f.Land-u.Forstwirtschaft., Berlin-Dahlem, H.90, S.4-63
- RUBZOW, J.A. 1950: Erfolge der biologischen Bekämpfungsmethoden und Fragen der Umgestaltung der Fauna. Uspechi sovremennoj biologii, Bd. 30, Nr.3 (russ.)
- SCHULZE, H. 1926: Über die Fruchtbarkeit der Schlupfwespe T.evanescens Westw. Ztschr.Morph.u.Ökol.d.Tiere,Bd.6, H.3
- SCHWENKE, W. 1953: Beiträge zur Bionomie der Kiefernspanner Bupalus piniarius L.

- und Semiothisa liturata Cl. auf bioönotischer Grundlage. Beiträge z.Ent. Bd. 3, S. 168-206
- SCHWERDTFEGER, F. 1933: Untersuchungen über Dauer des Eistadiums, Wachstum und Stoffwechsel des Kiefernspanners (Bup.pin.L.). Ztschr. angew. Ent., Bd. 19, S. 497-513
- SHELFORD, v. E. 1927: An experimental investigation of relations of the codling moth to weather and climate. Bull. Illinois Nat. Hist. Survey 16
- STEGE, O. 1958: Erfahrungen bei der Kiefernspannerbekämpfung 1957 in Oberfranken. Allg. Forstztzshr. 13. Jahrg., Nr. 22, S. 305-306
- UVAROV, B.P. 1931: Insects and climate. Trans. Ent. Soc., London, Vol. 79
- VOELKEL, H. 1925: Über die praktische Bedeutung der Schlupfwespe T. evanescens Westw.. Arb. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstwirtschaft, Bd. 14, S. 97-108
- WEBER, E. 1956: Grundriß der biologischen Statistik. Gustav Fischer, Jena, 2. Aufl. 456 S.
- WELLENSTEIN, G. 1934: Die biologische Bekämpfung der Forleule durch den Eiparasiten Trichogramma minutum Riley. Mitt. aus Forstwirtschaft u. Forstwissch. Bd. 1, S. 153-185
- WOLFF, M. 1915: Die europäischen Trichogrammatiden unter Berücksichtigung ihrer praktischen Bedeutung als Schmarotzerinsekten. Ztschr. f. Forst- u. Jagdwesen Jhrg. 47, S. 471-479
- ZWÖLFER, W. 1929: Untersuchungen zur Biologie und Bekämpfung des Maiszünslers (Pyrausta nubilalis Hb.) in Süddeutschland. 2. Teil Arb. Biol. Reichsanst. Bd. 17
- 1931: Studien zur Ökologie und Epidemiologie der Insekten. 1. Die Kieferneule, Panolis flammea Schiff.. Ztschr. angew. Ent. Bd. 17, S. 475-562

- 1932: Methoden zur Regulierung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Ztschr. angew. Ent. Bd. 19, S. 497-513
- 1934: Die praktische Bedeutung der verbesserten Temperatursummenregel in der Forstentomologie. Verh. dtsh. Ges. angew. Ent. E.V., Erlangen, S. 20-27
- 1935: Die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung der Nonne (Lymantria monacha L.) und ihre bevölkerungswissenschaftliche Auswertung. Ztschr. angew. Ent. Bd. 21, S. 233-284
- u. KRUMP, A. 1956: Zur Forstschädlingsprognose 1956 in Bayern. Allg. Forstztschr. Jahrg. 11
- 1957: Zur Forstschädlingsprognose 1957 in Bayern. Allg. Forstztschr. Jahrg. 12, S. 229-231
- GEIGER, R. 1925: Untersuchungen über das Bestandsklima. Forstnriiss. Centralbl. 47. Jhrg. S. 629-644, 848-854

Lebenslauf.

Am 22. Oktober 1933 wurde ich als zweites Kind des jetzigen Ministerialrats J o h a n n e s H E C K E L und seiner Ehefrau I r m g a r d , geb. H a m m e r , in München geboren.

Nach dem Besuch der Volksschule in Walchensee/Obb. von 1940-1944, kam ich - durch das Kriegsende bedingt - an verschiedene höhere Schulen Bayerns. 1947 trat ich in die Mädchenoberschule am St. Anna-Platz in München ein, die mir am 17.7.1952 das Reifezeugnis ausstellte.

Ab Herbst 1952 widmete ich mich an der Ludwig-Maximilians-Universität in München dem Studium der Naturwissenschaften. Neben dem Fachstudium der Zoologie, Botanik und Geologie erweiterte ich meine Kenntnisse in Chemie, Physik und Paläontologie. Außerdem besuchte ich forstwissenschaftliche Vorlesungen und Seminare.

Im Frühjahr 1956 begann ich am Institut für angewandte Zoologie der Forstlichen Forschungsanstalt an der Universität München mit der Ausarbeitung vorliegender Dissertation.

